

THÈSE DE

PARIS.

1889

N^o. 56.

6

N^o D'ORDRE

651.

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

L. FÉLIX HENNEGUY

Docteur en médecine,
Préparateur au Collège de France,
Membre de la Société de Biologie.

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES SUR LE DÉVELOPPEMENT DES POISSONS
OSSEUX. EMBRYOGÉNIE DE LA TRUITE.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 12 Mars 1889, devant la Commission d'examen

MM. HÉBERT. Président.
DE LACAZE-DUTHIERS. }
BONNIER. } Examinateurs.

PARIS

ANCIENNE LIBRAIRIE GERMER BAILLIÈRE ET C^{ie}

FÉLIX ALCAN, ÉDITEUR

108, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 108

1889

SÉRIE A, n° 116

N° D'ORDRE

651.

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

L. FÉLIX HENNEGUY

Docteur en médecine,
Préparateur au Collège de France,
Membre de la Société de Biologie.

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES SUR LE DÉVELOPPEMENT DES POISSONS
OSSEUX. EMBRYOGÉNIE DE LA TRUITE.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le *12 Avril* 1889, devant la Commission d'examen

MM. HÉBERT. *Président.*
DE LACAZE-DUTHIERS. } *Examineurs.*
BONNIER. }

PARIS

ANCIENNE LIBRAIRIE GERMER BAILLIÈRE ET C^{ie}

FÉLIX ALCAN, ÉDITEUR

108, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 108

1889

ACADÉMIE DE PARIS

FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

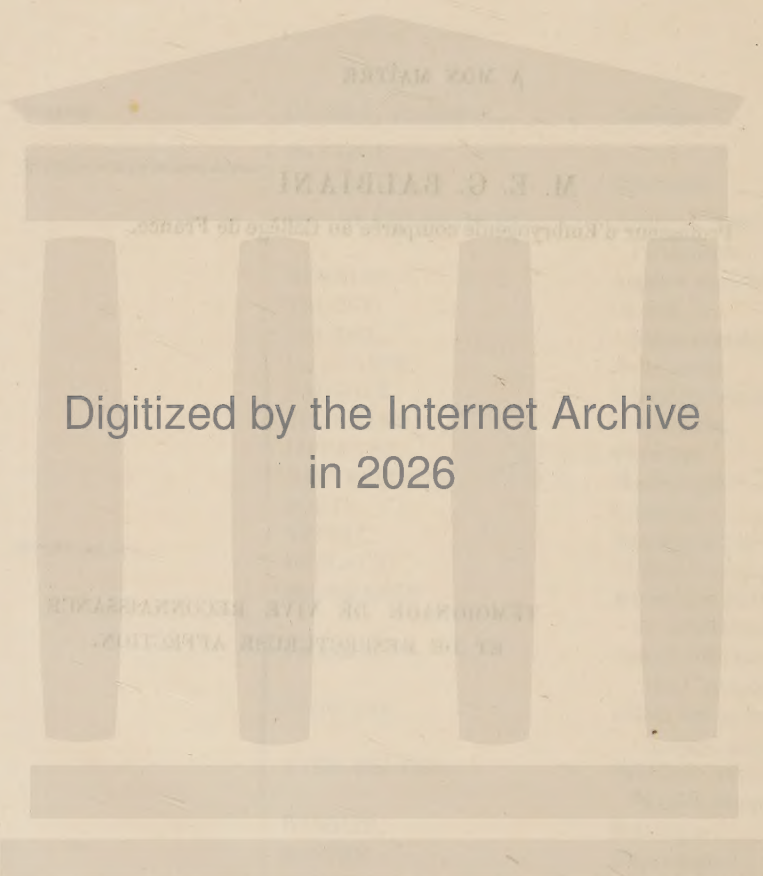
Doyen.	HÉBERT, Professeur.	Géologie.
Professeurs honoraires {	PASTEUR.	
	DUCHARTRE.	Botanique.
	DE LACAZE-DUTHIERS.	Zoologie, Anatomie, Physiologie.
	HERMITE.	Algèbre supérieure.
	TROOST.	Chimie.
	FRIEDEL.	Chimie organique.
	O. BONNET.	Astronomie.
	DARBOUX.	Géométrie supér.
	TISSERAND.	Astronomie.
	LIPPMANN.	Physique.
	HAUTEFEUILLE.	Minéralogie.
	BOUTY.	Physique.
Professeurs. }	APPELL.	Mécanique rationn.
	DUCLAUX.	Chimie biologique.
	BOUSSINESQ	Mécanique physique et expérimentale.
	PICARD.	Calcul différentiel et calcul intégral.
	POINCARÉ.	Calcul des probabil., Physique mathém.
	YVES DELAGE.	Zoologie, anatomie, Physiol. comparée.
	BONNIER.	Botanique.
	DASTRE.	Physiologie.
	DITTE.	Chimie.
	WOLF.	Physique céleste.
	CHATIN.	Zoologie, Anatomie, Physiol. comparée.
	JOLY.	Chimie.
Professeurs adjoints. }	PHILIPPON.	
Secrétaire.		

A MON MAÎTRE

M. E. G. BALBIANI

Professeur d'Embryogénie comparée au Collège de France.

TÉMOIGNAGE DE VIVE RECONNAISSANCE
ET DE RESPECTUEUSE AFFECTION.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

RECHERCHES

SUR LE

DÉVELOPPEMENT DES POISSONS OSSEUX

EMBRYOGÉNIE DE LA TRUITE

INTRODUCTION.

Les travaux auxquels a donné lieu l'embryogénie des Poissons osseux sont déjà tellement nombreux, qu'il paraîtra peut-être superflu de faire de nouvelles recherches sur ce sujet, et surtout de prendre comme objet d'étude, la Truite, l'un des Poissons dont le développement a été le plus souvent suivi. Si l'on examine cependant avec soin les mémoires publiés jusqu'à ce jour sur la question, on est frappé du désaccord qui existe entre les auteurs sur des points qui ont une très grande importance, non seulement en ce qui concerne le développement particulier des Poissons, mais encore au point de vue de l'embryogénie générale; telles sont, par exemple, l'origine des feuillets blastodermiques, la formation du système nerveux, du cœur, du sang, etc.

Depuis les travaux de Vogt (191) et de Lereboullet (112), qui, bien que déjà anciens, peuvent être encore consultés avec fruit pour les stades avancés, l'important mémoire d'Oellacher (123) était à peu près le seul, en 1880, lorsque je commençai mes recherches, que nous avions sur le développement des Salmonides. J'ai donc cru, à cette époque, qu'il serait utile de reprendre à nouveau l'étude de l'embryogénie de la Truite, à l'aide des procédés que la technique moderne mettait à ma disposition. Depuis lors, il est vrai, ont paru les observations de C. K. Hoffmann (89), Ziegler (200) et Goronowitsch (57), mais les résultats obtenus par ces auteurs concordant peu entre eux et différant sur plusieurs points de ceux auxquels j'étais déjà

arrivé, loin de me décourager, m'engagèrent à poursuivre mon étude.

La facilité que j'avais de me procurer des œufs de Truite à tous les états de développement dans les aquariums établis par Coste, au Collège de France, m'a déterminé à choisir cette espèce de Poisson, comme objet de mes recherches. J'ai fait également quelques observations sur l'Épinoche et la Perche.

J'avais primitivement l'intention de suivre d'une manière complète le développement de la Truite, depuis la fécondation de l'œuf jusqu'à l'éclosion; mais, outre que les stades avancés, déjà bien décrits par Vogt et Lereboullet, ne présentent pas un très grand intérêt au point de vue embryogénique, je n'ai pas tardé à reconnaître que leur étude, faite avec autant de détails que le comporte celle des premiers stades, exigeait un travail de longue haleine, et pouvait donner lieu à plusieurs mémoires distincts. Bien que possédant des préparations nombreuses relatives à tous les stades du développement de la Truite, j'ai donc dû limiter mes recherches aux premières phases de ce développement. Je me suis arrêté dans ce travail au moment où le blastoderme a recouvert la totalité du vitellus. Ce stade caractéristique est très important pour la Truite, car il correspond à la formation des organes les plus essentiels du système nerveux central, des yeux, des vésicules auditives, des premières fentes branchiales, de l'intestin, du canal de Wolff et du cœur.

Ce travail, commencé en 1880, n'a pu, par suite de circonstances indépendantes de ma volonté, être publié plus tôt, mais j'en ai déjà indiqué les principaux résultats dans des communications préalables faites à l'Académie des sciences, à la Société de Biologie, et à la Société philomathique (67 à 76).

L'époque de la reproduction pour les Truites du Collège de France commence dans les premiers jours de novembre : ces animaux, élevés en captivité depuis plusieurs générations, semblent avoir perdu l'instinct de frayer; abandonnées à elles-mêmes, les femelles ne se débarrassent pas de leurs œufs, qui restent dans la cavité abdominale, sont en partie résorbés ou finissent pour amener la mort de l'animal. Aussi chaque année, du mois de novembre à la fin de janvier, on pratique la fécondation artificielle des œufs, en suivant les règles établies

par Coste dans ses *Instructions pratiques sur la pisciculture*. Depuis plusieurs années on emploie cependant de préférence la méthode russe qui donne un peu plus grand nombre d'œufs fécondés que la méthode indiquée par Coste. La méthode russe consiste, comme on sait, à recevoir les œufs à sec dans un récipient, à faire tomber dessus une certaine quantité de laitance et à ajouter ensuite de l'eau pour opérer la fécondation.

La durée de l'incubation est très variable et dépend de la température; elle peut varier de 35 à 100 jours. Cette différence considérable dans la durée de l'incubation ne permet pas de désigner l'âge d'un œuf ou d'un embryon, comme on le fait par exemple pour le Poulet, par le nombre d'heures ou de jours qui le sépare de la ponte. Un œuf pondu depuis vingt jours peut renfermer un embryon dont le développement ne sera pas plus avancé que celui d'un embryon contenu dans un autre œuf ayant seulement huit jours d'incubation. C'est pour cette raison que, dans mon travail, je n'indiquerai pas l'âge des embryons; à l'exemple de Balfour, j'ai établi un certain nombre de stades artificiels, correspondant à des périodes déterminées du développement et caractérisées, soit par une modification dans la forme extérieure, soit par l'apparition d'un nouvel organe. Cette méthode est la seule qui permette de rendre comparables les travaux faits, par des auteurs différents, sur le développement d'un animal dont la durée de l'évolution embryonnaire varie avec les circonstances extérieures.

Ce n'est qu'après de longs tâtonnements et après avoir sacrifié un assez grand nombre d'œufs que je suis parvenu à trouver des modes de préparation de l'embryon permettant d'obtenir de bonnes coupes, et n'altérant pas les éléments histologiques. J'insisterai un peu longuement sur les méthodes que j'ai employées, parce qu'en embryologie, plus peut-être qu'en toute autre science biologique, la technique joue un rôle des plus importants. Je montrerai par la suite que beaucoup des divergences d'opinions qui existent entre les auteurs peuvent s'expliquer facilement en tenant compte des procédés qu'ils ont employés pour fixer et durcir l'embryon.

Au début de mes recherches, je plaçais les œufs dans une solution d'acide chromique à $\frac{1}{100}$ et je les y laissais pendant quelques jours. La forme extérieure de l'embryon était assez bien

conservée, du moins pour les premiers stades du développement, mais les cellules étaient déformées et j'ai dû rejeter la plupart des préparations obtenues par ce mode de durcissement. Pour les stades plus avancés, lorsque l'embryon est déjà formé, l'acide chromique amène des déformations considérables de l'embryon qui se trouve comprimé entre la coque inextensible de l'œuf et la masse vitelline solidifiée.

Le procédé suivant m'a donné de meilleurs résultats. Les œufs étaient mis pendant quelques minutes dans de l'eau fortement acidulée par de l'acide acétique, jusqu'à ce que l'embryon devint bien visible, puis dans une solution d'acide chromique à $\frac{1}{100}$. Au bout de trois jours, les œufs étaient retirés de l'acide chromique et j'enlevais leur chorion au moyen de petites pinces fines, en ayant soin d'attaquer le chorion du côté opposé à l'embryon. Après un séjour de vingt-quatre heures dans l'eau, les œufs étaient mis dans l'alcool à 90°, puis dans l'alcool absolu; les embryons ainsi préparés ne sont pas déformés et leurs éléments histologiques sont beaucoup plus nets qu'avec l'acide chromique seul.

Le durcissement de l'embryon *in situ*, reposant sur le vitellus et recouvert par la capsule de l'œuf, présente des inconvénients. La masse vitelline dans l'acide chromique acquiert une dureté beaucoup plus grande que celles des tissus embryonnaires, et devient très cassante; il est alors très difficile de pratiquer des coupes à travers la masse totale de l'œuf.

J'ai trouvé deux procédés qui permettent d'extraire des œufs les germes et les embryons avec la plus grande facilité et sans leur faire subir la moindre altération. Le premier consiste à placer l'œuf, pendant quelques minutes, dans une solution d'acide osmique à $\frac{1}{100}$, jusqu'à ce qu'il ait acquis une couleur brune claire, puis dans un petit vase renfermant de la liqueur de Müller. On ouvre l'œuf dans ce liquide avec une paire de ciseaux fins. Le vitellus, qui se coagule immédiatement au contact de l'eau, se dissout au contraire dans le liquide de Müller, tandis que la couche corticale et le germe fixés par l'acide osmique peuvent être extraits de la capsule de l'œuf. On laisse le germe ou l'embryon pendant quelques jours dans la liqueur de Müller, puis, après l'avoir lavé soigneusement pour enlever le bichromate de potasse, on le passe par des alcools de plus en plus forts. Ce

procédé, qui réussit très bien pour les premiers stades du développement, n'est pas aussi bon lorsque l'embryon est assez avancé : dans ce cas, en effet, l'acide osmique ne le pénètre pas suffisamment. Sa surface seule est bien fixée. L'acide osmique est excellent pour bien mettre en évidence la réflexion des bords du blastoderme et les limites de chaque feuillet.

Le second procédé est celui qui donne les meilleurs résultats et que j'ai presque constamment employé. L'œuf est plongé pendant une dizaine de minutes dans le liquide de Kleinenberg additionné de 10 pour 100 d'acide acétique cristallisable. Puis il est ouvert dans de l'eau renfermant 10 pour 100 d'acide acétique, liquide dans lequel le vitellus est soluble, et on extrait l'embryon. Celui-ci est mis ensuite pendant quelques heures dans le liquide de Kleinenberg pur, puis dans l'alcool à 60°, 75°, 90° et finalement dans l'alcool absolu. Cette méthode conserve aux éléments toute leur intégrité, elle n'amène aucune altération dans la forme de l'embryon. Dans toutes mes préparations j'ai trouvé toutes les figures cytodierétiques intactes, tandis qu'avec les autres procédés elles sont la plupart du temps altérées.

L'embryon durci et déshydraté par l'alcool absolu est inclus dans le collodion ou dans la paraffine, d'après les méthodes ordinaires, et coupé soit avec le microtome de Jung, soit avec le microtome à bascule de Cambridge. L'embryon peut être coloré en masse, avant l'inclusion, soit par le carmin boraté alcoolique, soit par le carmin aluné acide, soit par l'hématoxyline. On obtient ainsi de très belles préparations en colorant les coupes, préalablement fixées au porte-objet, par les couleurs d'aniline, la safranine, ou le violet de gentiane par la méthode de Bizzozzero.

Pour l'étude des formes extérieures, les œufs durcis par l'acide chromique et dépouillés de leur capsule, sont ceux qui conviennent le mieux. J'ai fait également pour les différents stades des préparations de germes et d'embryons entiers, détachés avec soin du vitellus et montés dans le baume, après coloration au carmin. Ces préparations sont indispensables parce qu'elles montrent des détails qui échappent sur les coupes, et qui sont absolument invisibles lorsqu'on se contente d'examiner à la lumière directe les embryons durcis. J'ajouterai que

j'ai eu soin, pour chaque stade, de varier les modes de préparation de l'embryon, afin de contrôler les résultats obtenus par la méthode qui m'a paru la meilleure.

PREMIÈRE PARTIE

I. — CONSTITUTION DE L'ŒUF NON FÉCONDÉ

La constitution de l'œuf des Salmonides est aujourd'hui bien connue, grâce aux recherches de Vogt (191), Lereboullet (112), Oellacher (123) et His (82); mes propres observations chez la Truite confirment en grande partie celles de His chez le Saumon.

L'œuf de la Truite, pris dans la cavité abdominale lorsqu'il vient de se détacher de l'ovaire, est assez volumineux, il mesure de 4 à 6 millimètres de diamètre. Sa couleur est jaune citron clair, et il est alors à peu près transparent; sa consistance est assez molle, mais il devient rapidement dur et très élastique lorsqu'il a séjourné quelque temps dans l'eau. Ce changement de consistance est dû, ainsi que Miescher (118) l'a démontré, à une absorption d'eau qui rend l'œuf turgescant et tend fortement la capsule. Miescher a trouvé, en effet, qu'un œuf de Saumon, du poids de 127 milligrammes au sortir de la cavité abdominale, pesait 133 milligr. après quelque temps d'immersion dans l'eau; mais nous verrons plus loin que l'eau absorbée ne pénètre pas dans l'intérieur de l'œuf.

Si l'on fait une coupe d'un œuf de Truite, pris dans la cavité abdominale et durci, on trouve en allant de la périphérie vers le centre: 1° une membrane épaisse (capsule de l'œuf); 2° une zone périphérique protoplasmique; 3° une masse centrale (vitellus nutritif).

La membrane externe est assez épaisse et mesure de 30 à 35 μ ; elle est résistante et élastique. Examinée au microscope, elle se montre traversée par des canalicules très fins, qui ont été découverts par J. Müller (120).

Suivant Stochmann (180), les canalicules de cette membrane

n'auraient pas des limites bien nettes et présenteraient une série de dentelures inégales; entre les canalicules se trouve une substance homogène, Owsjannikow (125) admet dans l'enveloppe de l'œuf trois couches : une mince membrane externe finement ponctuée, une couche moyenne striée et une membrane mince et transparente. La surface de l'œuf serait recouverte de très petites proéminences. Malgré l'emploi de forts grossissements, je n'ai pu voir les trois couches décrites par Owsjannikow, ni les dentelures des canalicules indiquées par Stochmann.

L'enveloppe de l'œuf a reçu des noms différents suivant les auteurs. Vogt (191) l'a appelée *membrane coquillière*, nom évidemment impropre, car cette enveloppe existe déjà dans le follicule ovarien, tandis que la membrane coquillière des œufs des Sauropsides ne se forme que dans l'oviducte. Leuckart (114) et Lereboullet (112) lui donnent le nom de *chorion* et admettent qu'elle est une production vitelline. J. Müller (120) la désigna sous le nom de *membrane vitelline*. Allen Thomson (188) l'assimila avec raison à la zone pellucide de l'œuf des Mammifères. C'est aussi sous le nom de membrane vitelline que la désignent Kœlliker (97), Gegenbaur (53), Waldeyer (192), Ed. Van Beneden (19) et Kolessnikow (95). Oellacher (123) admet que c'est un chorion et décrit une membrane vitelline au-dessous de cette première enveloppe. His (82) appelle la membrane striée, *capsule de l'œuf*, et C. K. Hoffmann (89) lui donne le nom de *zone radiée*. Nous préférons, ainsi que le fait M. le professeur Balbiani (7), conserver la dénomination de His et appeler *capsule* l'enveloppe externe de l'œuf; ce nom a l'avantage de ne rien préjuger de la nature et de l'origine de cette membrane, qui a été considérée par presque tous les observateurs comme un produit de différenciation du vitellus, mais que Waldeyer regarde comme un produit de sécrétion du follicule ovarique. C. K. Hoffmann, qui a étudié récemment l'ovogénèse chez plusieurs Poissons, se range à l'opinion la plus généralement adoptée et admet que la capsule de l'œuf est un produit du vitellus et est par conséquent une véritable membrane vitelline. N'ayant pas fait de recherches personnelles sur ce sujet, je ne saurais me prononcer en faveur de l'une ou de l'autre opinion.

La capsule de l'œuf présente toujours une petite ouverture, *micropyle*, qui a été découverte par Doyère (38), en 1850, sur l'œuf du *Syngnathus ophidium* et qui a été vue ensuite par Carl Bruch (28), en 1855, chez le Saumon, la Truite, la Carpe et le Brochet. His (82) a bien étudié la forme du micropyle chez les Salmonides ; celui du Saumon diffère un peu de celui de la Truite. Cette ouverture est située au fond d'une petite dépression en forme de cuvette, qu'on aperçoit facilement à la surface externe de la capsule surtout sur des œufs qui n'ont pas encore été immergés dans l'eau. A un faible grossissement, le micropyle apparaît au fond de la cuvette comme un petit point noir. (Planches, fig. 1.) Si l'on pratique une coupe à travers la capsule au niveau du micropyle, on constate que la paroi interne de la capsule fait saillie à ce niveau dans l'intérieur de l'œuf. Chez le Saumon, au fond de la cuvette, il existe une sorte de petit cratère assez évasé, qui se termine par un canal très étroit ; chez la Truite, ce cratère est beaucoup moins large ; ses bords sont taillés à pic, et le canal qui le termine est plus large que dans le micropyle du Saumon. Le micropyle de l'Épinoche se rapproche de celui du Saumon, mais il en diffère en ce que le bord externe de la cuvette présente plusieurs plis saillants.

C. K. Hoffmann (89) a mesuré avec soin le diamètre du micropyle l'œuf de quelques Poissons : il a trouvé pour le Hareng $0,25\ \mu$; chez le *Crenilabrus griseus*, l'orifice interne mesure $0,2\ \mu$; la tête du spermatozoïde du Hareng n'a que $2\ \mu$, d'après Kupffer ; celle du *Crenilabrus* mesure $0,17\ \mu$ d'après Hoffmann. Il ne peut donc passer qu'un seul spermatozoïde à la fois par le canal micropylaire, comme His l'avait déjà établi pour le Saumon.

La position du micropyle est fixe. Cet orifice est toujours situé, sur l'œuf pris au moment de la ponte, au-dessus du germe. Après la ponte, le vitellus se rétracte et peut exécuter un mouvement de rotation dans l'intérieur de la capsule, de sorte que les rapports entre le micropyle et le germe sont changés. Il en est de même dans les œufs non fécondés, qui ont séjourné pendant quelque temps dans l'eau.

Au-dessous de la capsule de l'œuf, se trouve une couche décrite par Lereboullet (112) chez la Truite. « Des œufs coagulés immédiatement après la fécondation offrent, dit cet auteur, la

composition suivante : il existe à l'un des pôles de l'œuf, une pellicule membraneuse, amorphe, fenêtrée, c'est-à-dire offrant une multitude de trous que remplissaient des vésicules grasses : celles-ci s'échappent pendant la préparation de la pièce, etc. » His (82) a donné à cette zone périphérique le nom de *couche corticale* et la décrit à peu près comme Lereboullet, mais il a constaté qu'elle entoure complètement le vitellus.

C'est dans la couche corticale, formée par une substance protoplasmique finement granuleuse, que sont contenus les gros globules, rougeâtres chez le Saumon, jaunâtres chez la Truite, qui donnent en partie aux œufs de ces animaux leur coloration particulière. (Planches, fig. 4, *h*.) Tous les auteurs, jusqu'à His, considéraient ces globules comme étant de nature grasseuse. His ayant vu que les éléments augmentent de volume et pâlisent quand on les met au contact de l'eau, pensait qu'ils étaient formés de lécithine ; mais Miescher (118) a montré qu'ils ne renferment pas cette substance. Les recherches que j'ai faites sur la nature des éléments d'apparence huileuse de l'œuf des Salmonides m'ont donné les résultats suivants :

Chaque globule isolé est entouré d'une mince couche de protoplasma granuleux, comme His l'avait déjà décrit et figuré ; ce protoplasma est le même que celui qui constitue la couche corticale. Les éléments huileux sont beaucoup moins denses que l'eau et plus denses que l'alcool absolu ; ils suffisent à faire surnager un germe durci à la surface de l'eau, lorsqu'ils restent attachés à la face inférieure de ce germe. Ils sont insolubles dans l'eau ; leur augmentation de volume au contact de ce liquide est due au gonflement ou à la disparition de leur enveloppe protoplasmique ; ils s'étalent alors sur la lame de verre qui les supporte ; ils prennent le même aspect lorsqu'on les comprime légèrement à l'aide d'une lamelle.

Lorsqu'on écrase des œufs de Saumon dans l'eau on voit surnager à la surface du liquide une couche huileuse, rosée, qui est composée de globules plus ou moins gros. Les globules ne se coagulent pas sous l'influence de la chaleur dans des œufs portés à 100°, ils restent liquides, mais ils renferment alors de fines granulations réfringentes dans leur intérieur.

La matière huileuse est insoluble dans la potasse ; elle n'est

pas coagulée par les acides concentrés; elle est soluble dans l'éther et le chloroforme lorsqu'on a déchiré mécaniquement la couche albuminoïde qui entoure les globules; elle noircit fortement sous l'influence de l'acide osmique et plus ou moins rapidement selon le volume des vésicules. Lorsqu'on traite les gouttelettes huileuses par l'alcool absolu, leur matière colorante est dissoute et elles conservent une teinte légèrement jaunâtre. Toutes les réactions que présentent les globules huileux des œufs de Salmonides permettent donc d'admettre que ces éléments sont formés d'une matière grasse spéciale. D'après Valenciennes et Frémy (190), cette matière serait une huile phosphorée(1).

Il existe aussi dans la couche corticale des éléments globuleux, pâles, mous, incolores et de dimension variable, que His considère comme des noyaux, en se fondant sur une analyse de Miescher qui prétend que ces corps sont constitués par de la nucléine. Ces prétendus noyaux ne se colorent pas sous l'influence des réactifs employés d'ordinaire pour décider la présence des noyaux des cellules; ils paraissent être des vésicules formées par une substance albuminoïde moins granuleuse que celle de la couche corticale.

Au-dessous du micropyle, la couche corticale présente un épaississement assez considérable, qui constitue le germe. Celui-ci est formé par une substance très finement granuleuse, à peu près transparente, à l'état frais, et très peu consistante; aussi, lorsqu'on l'extrait de l'œuf, il s'étale en diffluant et émet dans tous les sens de nombreux prolongements, qui lui donnent l'apparence d'un Rhizopode. L'alcool et les acides coagulent le germe et la couche corticale qui deviennent beaucoup plus consistants et peuvent alors être extraits de l'œuf; mais tandis que le germe devient opaque, la couche corticale garde en partie sa transparence.

La masse centrale de l'œuf, le vitellus, est constituée par une substance hyaline, homogène et visqueuse, ne renfermant aucun élément figuré. Cette substance, au contact de l'eau pure, de l'alcool et des acides, se coagule immédiatement en devenant blanche et opaque. L'acide acétique cristallisable la

(1) D'après Miescher, l'huile rosée des œufs de Saumon ne contiendrait pas trace de phosphore (V. le Mémoire de His (82) p. 7).

coagule en lui conservant sa transparence, le même acide acétique dilué dans l'eau dissout le vitellus, ainsi que je l'ai déjà indiqué; il en est de même des alcalis, de la liqueur de Müller et de l'eau fortement salée. L'alcool, qui coagule la substance vitelline lorsqu'il est mis directement en contact avec elle, la durcit sans la rendre opaque lorsqu'il agit lentement à travers la capsule de l'œuf.

Valenciennes et Frémy (190) ont trouvé dans le vitellus des œufs de plusieurs Poissons, entre autres du Saumon, une substance particulière, à laquelle ils ont donné le nom d'*ichtuline*; sa composition se rapproche de celle de l'albumine, elle contient du soufre et du phosphore. Ce serait l'ichtuline qui occasionnerait en se précipitant l'opacité des œufs des Salmonides, lorsqu'on les soumet à l'action de la chaleur, de l'eau, de l'alcool, etc.

L'eau coagulant le vitellus et l'œuf, plongé dans l'eau, absorbant une certaine quantité de liquide, comme le prouvent les pesées faites par Miescher, on doit naturellement se demander pourquoi l'œuf conserve sa transparence après la ponte. Ce phénomène est dû à ce que l'eau qui pénètre dans l'œuf à travers le micropyle et les canaux poreux de la capsule, n'arrive pas jusqu'au vitellus, qui est entouré par une couche protoplasmique. L'eau s'accumule entre la capsule et la couche corticale, ainsi que le démontrent les mouvements de rotation intracapsulaires dont est susceptible la masse de l'œuf après quelque temps d'immersion dans l'eau. Les mouvements de rotation sont au contraire impossibles dans les œufs pris dans la cavité abdominale. Un autre fait qui prouve bien que c'est la couche corticale qui protège le vitellus, c'est que, quand cette couche est rompue, ce qui arrive souvent lorsque l'œuf est soumis à une trop forte pression, le vitellus se coagule immédiatement et l'œuf devient opaque et blanc. On observe le même phénomène quand l'œuf est envahi par les moisissures; celles-ci traversent la capsule et perforent la couche corticale.

Jusqu'à présent nous avons considéré l'œuf pris dans la cavité abdominale ou récemment pondu mais non encore fécondé. Les anciens embryogénistes admettaient que le germe n'existe pas dans l'œuf mûr et qu'il n'apparaît qu'après la ponte. Coste (33) pensait que chez les Poissons osseux les éléments

plastiques et les éléments nutritifs sont mêlés dans l'œuf jusqu'au moment de la ponte et que, sous l'influence de la fécondation, il se fait un départ entre les deux sortes d'éléments, ayant pour effet de rassembler en un point de l'œuf les éléments plastiques qui constituent le germe. Telle était aussi l'opinion de Lereboullet (112), du moins pour l'œuf des Salmonides. Car cet embryogéniste avait très bien constaté que le germe existe avant la fécondation chez la Perche et le Brochet. M. Gerbe (55) a également avancé récemment que ce n'est qu'à la suite de la ponte, après quelque temps de séjour dans l'eau, indépendamment de la fécondation, que le germe se manifeste dans l'œuf des Poissons osseux. His, au contraire, a observé le germe formé, peu visible il est vrai, dans l'œuf du Saumon avant la ponte. Mes propres observations ont confirmé celles de His, et elles m'ont permis en outre de suivre le mode de formation du germe chez la Truite (70).

L'œuf ovarien mûr a une constitution tout à fait différente de celle de l'œuf pris dans la cavité abdominale. Si l'on examine, en effet, un œuf ovarien quelque temps avant la rupture du follicule, on voit, dans la région micropylaire, la vésicule germinative située très près de la surface de l'œuf. Cette vésicule est entourée de petits globules, à contours finement granuleux, qui augmentent de volume à mesure qu'on s'éloigne de la vésicule germinative. (Planches, fig. 1 et 3.)

Les éléments granuleux sont bientôt remplacés par des vésicules plus grosses, transparentes, renfermant quelques vacuoles et de petits globules réfringents se colorant en noir par l'acide osmique. Les globules granuleux sont les éléments plastiques de l'œuf et les vésicules transparentes constituent la partie nutritive; les éléments plastiques sont donc, dans l'œuf ovarien, distincts des éléments nutritifs et rassemblés autour de la vésicule germinative; on n'en trouve pas dans le reste de l'œuf.

J'ai eu l'occasion d'examiner les ovaires d'un Gymnote mort dans le laboratoire de M. le professeur Marey; les œufs présentaient une structure des plus intéressantes et permettant de saisir la formation des éléments plastiques et vitellins. Leur contenu était formé de petites vésicules de volume et d'aspect variables. Les unes avaient un double contour brillant et ren-

fermaient dans leur intérieur une vésicule plus petite, brillante, ne remplissant pas toute la cavité. D'autres vésicules contenaient trois ou quatre petites vésicules secondaires. Les plus grands éléments présentaient dans leur intérieur un grand nombre de petites vésicules secondaires, pressées les unes contre les autres et remplissant toutes la cavité limitée par le double contour. A côté de ces éléments il y avait des vésicules plus pâles, à simple contour, remplies de granulations très fines et présentant quelquefois un ou deux globules réfringents. (Planches, fig. 5.) Ces derniers éléments ressemblent aux vésicules du jaune de l'œuf des Oiseaux. Enfin on voyait aussi très distinctement dans les œufs ovariens du Gymnote la vésicule germinative et la vésicule embryogène.

Hoffmann (89) a également constaté que les œufs ovariens du Hareng et de quelques autres Poissons de mer renferment de grains et de sphères vitellines simples ou composées, formées aux dépens du protoplasma de l'œuf.

Après la déhiscence du follicule ovarien, l'œuf tombé dans la cavité abdominale présente un tout autre aspect. La vésicule germinative a disparu; les vésicules constituant la partie nutritive se sont fusionnées et ne forment plus qu'une masse visqueuse homogène. Les globules huileux se sont rassemblés à la périphérie de l'œuf et constituent de grosses gouttelettes réfringentes de volume variable, plus nombreuses dans la région micropylaire que dans le reste. Enfin les éléments plastiques se sont aussi fusionnés en une masse finement granuleuse, irrégulièrement étalée au-dessous du micropyle: c'est le germe. (Planches, fig. 2 et 4.)

En traitant l'œuf par l'acide acétique, on voit nettement apparaître la matière plastique qui devient opaque; on peut alors constater que cette matière est plus abondante autour des gouttelettes huileuses, comme le montre la figure 4 (planches). Après la ponte, la partie plastique se concentre en une lentille biconvexe qui fait saillie au-dessus du vitellus et, qui se forme dans le voisinage du micropyle, comme l'a décrit M. Gerbe.

Chez l'Épinoche on observe les mêmes phénomènes, mais au moment de la ponte la matière plastique est encore plus étalée que chez la Truite et recouvre presque toute la moitié du vitellus, elle se concentre en une lentille cicatriculaire,

après la fécondation, par suite de contraction de toute la masse de l'œuf.

Un mode de constitution du genre semblable à celui que j'ai observé chez la Truite a été signalé, en 1864, par M. le professeur Balbiani (6). Dans l'œuf de Grenouille rousse, du Géophile et dans l'ovule de la Femme, il a vu se former autour de la vésicule embryogène des globules dans lesquels apparaissent des granulations très fines. Puis [ces globules se détachent de la vésicule, se désagrègent à la périphérie de l'œuf et les granulations forment une couche granuleuse qui constitue le germe. Chez les Pleuronectes, M. Balbiani a constaté aussi que la couche plastique granuleuse se forme également autour de la vésicule embryogène. Dans l'œuf de la Truite, c'est autour de la vésicule germinative que se constituent les globules plastiques; mais n'ayant pas fait de recherches personnelles sur le développement de l'œuf ovarien, je ne m'occuperai pas ici de la genèse de ces éléments.

Les éléments vitellins des Poissons osseux ne se fusionnent pas toujours au moment de la chute de l'œuf pour constituer, comme chez la Truite, une masse vitelline homogène. Hoffmann a vu, en effet, que le vitellus du Hareng conserve son aspect vésiculeux pendant tout le développement de l'œuf. J'ai observé le même fait dans l'œuf du *Lepadogaster*; le vitellus de cet œuf renferme des vésicules transparentes, de volume variable, de forme polygonale par suite de la pression réciproque qu'elles exercent les unes sur les autres, et contenant souvent de petits globules huileux dans leur intérieur; mais il y a aussi de gros globules huileux libres au centre du vitellus, sous le disque germinatif.

Jusqu'ici je ne me suis pas occupé d'un élément important de l'œuf, de la vésicule germinative. C'est qu'en effet, ainsi que je l'ai dit plus haut, cette vésicule n'existe plus dans l'œuf pondu; mais on la trouve dans l'œuf ovarien et il me reste à étudier son mode de disparition.

De tous les phénomènes qui accompagnent la maturation de l'œuf, il n'en est pas qui ait soulevé plus de discussions que celui de la disparition de la vésicule germinative, et les œufs des Poissons osseux ont été l'objet de plusieurs travaux à cet égard.

Vogt (191) a vu que, chez la Palée (*Coregonus palea*), dans l'œuf mûr on ne trouve plus aucune trace de la vésicule germinative « quoique, dit-il, on ne puisse douter de son existence jusqu'à la fécondation. » Il pense que la vésicule se maintient dans le disque huileux et que les nombreuses taches germinatives qu'elle contient continuent à se développer après la fécondation et deviennent les premières cellules de l'embryon.

Lereboullet (111), chez le Brochet, a constaté aussi la disparition hâtive de la vésicule germinative, disparition qui, d'après lui, aurait lieu avant que l'œuf ait atteint sa maturité et ses dimensions ordinaires; il dit avoir cherché en vain la vésicule sur plus de cent œufs, mesurant de 1 millimètre à 1^{mm},5 et provenant de divers individus; mais il a constamment trouvé près de la surface de l'œuf un ou plusieurs amas irréguliers, devenant blanchâtres, par la coagulation, comme la vésicule elle-même dans les jeunes ovules. Il pense que ces amas sont les débris de la vésicule germinative. « A mesure que l'œuf approche de la maturité, les débris de la vésicule germinative se dispersent sous la forme des flocons jaunâtres dans toute l'étendue de l'œuf et se mêlent aux éléments du vitellus. »

Les observations de Lereboullet (112) sur les œufs de la Truite sont intéressantes à rappeler, car j'ai pu en vérifier en grande partie l'exactitude. Dans les œufs mûrs ou presque mûrs, cet auteur a vu la vésicule germinative vidée et ratatinée, tout à fait à la surface. Sur des œufs coagulés, il a trouvé à la surface un petit disque blanc, très apparent, visible à travers le chorion et qu'on pouvait facilement détacher avec des aiguilles. « Le disque mesure 0^{mm},6. En le déchirant on voit qu'il constitue un véritable sac vide, aplati, chiffonné; cependant il contient encore assez souvent des amas de corpuscules celluliformes, granuleux, dont le diamètre varie de 0^{mm},005 à 0^{mm},16 et dont quelques-uns sont nucléés. » Dans les œufs pondus, Lereboullet n'a trouvé dans le vitellus que quelques lambeaux jaunâtres, composés de vésicules brillantes et qu'il croit provenir des débris de la vésicule germinative.

Oellacher (122), en 1872, a décrit la disparition de la vésicule germinative chez la Truite, et il a voulu généraliser les phénomènes qu'il avait observés, en admettant un même mode de disparition chez tous les Vertébrés. Suivant lui, plus ou moins

tôt avant la fécondation et quelquefois après, la vésicule germinative, qui s'est rapprochée de la périphérie de l'œuf pendant la maturation, arrive au milieu du germe, au-dessous du micropyle. La vésicule s'ouvre alors comme une bourse et s'étale de telle sorte que sa membrane forme une espèce de voile à la surface du germe : ce voile présente des stries très fines perpendiculaires à sa surface ; quant au contenu de la vésicule, il s'échappe comme une masse floconneuse. Les tâches germinatives restent enchassées dans l'épaisseur du voile.

Pour les Poissons cartilagineux, Schenk (167) a vu chez la Raie, la vésicule germinative disparaître dans la cicatrice et à sa place il a observé une cavité communiquant avec la surface par un petit orifice. Balfour (8) a observé de son côté à la surface du germe de la *Raja batys* une tâche claire formée par la membrane plissée de la vésicule germinative : il croit que la membrane est expulsée et que le contour est absorbé sur place par le germe.

Plus récemment, Calberla (30) a supposé que chez le *Petromyzon* la vésicule germinative disparaissait de très bonne heure dans l'œuf ovarien, au moment de la transformation de l'Ammocète en Lamproie, mais Scott (172) a réfuté cette erreur et a trouvé que la vésicule germinative persiste jusqu'au moment de la ponte.

Salensky (163) a constaté que la vésicule germinative de l'œuf du Sterlet disparaissait dans les premières heures qui suivent la ponte. A sa place on aperçoit dans le germe plusieurs petits îlots formés par une substance transparente et qui sont dispersés dans la masse du germe ; par leur structure, ils ressemblent à la vésicule germinative parfaite. Les modifications successives de cette dernière sont analogues à celles que Fol (50) a signalées chez les Astéries.

Tel était l'état de la question lorsque j'entrepris mes recherches sur la disparition de la vésicule germinative chez les Poissons osseux. Pendant quatre années consécutives, au moment de la ponte, j'ai examiné un grand nombre d'œufs de Truite, pris dans l'ovaire, dans la cavité abdominale et immédiatement après la ponte. Quels que soient les modes d'observation que j'aie employés, observation directe, coupes, disso-

ciation, quels que soient les réactifs dont je me sois servi, je n'ai pu élucider cet intéressant problème. Je suis parvenu cependant à me convaincre que la plupart des descriptions données par mes prédécesseurs, et entre autres celle d'Oëllacher, sont entachées d'erreur.

Dans tous les œufs ovariens que j'ai examinés au moment de la ponte, j'ai trouvé la vésicule germinative. Sur les œufs frais elle apparaît comme une tache claire, arrondie, mesurant de 0^{mm},45 à 0^{mm},55 et située dans le voisinage du micropyle. (Planches, fig. 1, *vg.*) Dans son intérieur on voit les taches germinatives nombreuses, réunies en un petit amas au centre. Si l'on traite l'œuf par l'acide acétique, la vésicule devient opaque et beaucoup plus nettement visible. Des coupes pratiquées à travers des œufs ovariens, durcis par l'alcool ou l'acide chromique, montrent la vésicule germinative sous forme d'un corps lenticulaire situé à peu de distance de la surface de l'œuf et entouré des vésicules granuleuses que j'ai décrites à propos de la formation du germe. (Planches, fig. 3, *vg.*) La membrane de la vésicule est encore bien nette et présente un double contour; au centre se trouvent les taches germinatives qui ont quitté la portion périphérique qu'elles occupaient primitivement pour se réunir en un petit amas. Le reste de la vésicule est rempli par une substance très finement granuleuse, résultant de la coagulation du liquide qu'elle renfermait; dans cette substance on observe quelques granulations plus grosses et plus réfringentes, disséminées irrégulièrement.

Une disposition toute semblable s'observe chez la Grenouille, dans l'œuf ovarien mûr avant la rupture du follicule, ainsi que Hertwig (78) l'a signalé. Seulement, chez les Batraciens, la paroi de la vésicule germinative est plissée, tandis que celle des Poissons reste tendue; les taches germinatives sont réunies aussi au centre de la vésicule.

Chez l'Épinoche et l'Épinochette, la vésicule germinative présente le même aspect que chez la Truite et se voit nettement au-dessous du micropyle, dans les œufs ovariens.

Je n'ai pu malheureusement assister à la disparition de la vésicule germinative; malgré les nombreuses recherches que j'ai faites sur des œufs de Truite, au moment du frai, je n'ai jamais pu surprendre le moment précis où cette vésicule, si

visible dans l'œuf ovarien, se transforme probablement en noyau de l'œuf. Mes recherches, infructueuses relativement au but que je me proposais, m'ont cependant convaincu que la description donnée par Oellacher (122) repose sur une erreur d'observation.

J'ai toujours trouvé la vésicule germinative dans tous les œufs ovariens que j'ai examinés, même dans ceux dont le follicule commençait à se rompre; cette vésicule se présentait avec les caractères que j'ai décrits plus haut. Dès que l'œuf est tombé dans la cavité abdominale, on ne trouve plus trace de la vésicule; la constitution de l'œuf a subi alors une transformation complète, ainsi que je l'ai déjà dit. C'est donc pendant le temps très court que l'œuf met à être expulsé du follicule ovarien que disparaît la vésicule germinative. Or, Oellacher prétend avoir observé la vésicule germinative s'ouvrir et s'étaler à la surface du germe dans les œufs pris dans la cavité abdominale, dans les œufs pondus et même fécondés. Cette simple affirmation suffit à démontrer qu'Oellacher a pris pour la vésicule germinative un aspect particulier qui s'observe quelquefois dans le germe. Il arrive, en effet, que sous l'influence des réactifs durcissants, de l'acide chromique principalement, le germe soit soumis à une certaine pression entre la capsule de l'œuf et la masse vitelline. De petites portions du vitellus nutritif traversent alors le germe et viennent s'étaler plus ou moins à sa surface, ou former de petites taches qui pourraient être prises pour des taches germinatives. De semblables dispositions ne se voient que rarement dans les œufs traités par le liquide picroacétique.

Plus heureux que moi, C. K. Hoffmann (89) a pu récemment, sur certains œufs très transparents de Poissons osseux marins, suivre quelques-unes des phases de la disparition de la vésicule germinative. Dans les œufs mûrs de *Scorpaena* et de *Julis*, la vésicule germinative est toujours située contre la capsule, au-dessous du micropyle; les taches germinatives disparaissent et la vésicule ne renferme plus alors qu'un liquide dans lequel se sont dissous les nucléoles et le réseau. Bientôt la membrane d'enveloppe de la vésicule disparaît et son contenu se mêle à celui de l'œuf. A la place occupée par la vésicule, apparaît un fuseau de direction semblable à celui que

Fol (50) et Hertwig (78) ont vu se former dans l'œuf des Echinodermes, au moment de la disparition de la vésicule germinative. Le fuseau de direction mesure chez le *Scorpaena* 0^{mm},025 de long sur 0^{mm},0145 de large; son grand axe forme avec celui de l'œuf un angle de 45°, et l'une de ses extrémités se trouve à l'ouverture interne du micropyle. Dans l'œuf des *Julis*, le fuseau est moins net, et dans ceux des *Crenilabrus*, *Heliopsis*, *Gobius*, *Blennius*, *Belone* et du Hareng, Hoffmann n'a pu l'apercevoir. Le fuseau de direction donne naissance au pronucleus femelle et à un globule polaire; celui-ci ne se produirait qu'après la pénétration du spermatozoïde dans l'œuf. Hoffmann a constaté, comme moi, un changement brusque de structure au moment de la disparition de la vésicule germinative; le germe se concentre au-dessous du micropyle, le vitellus de nutrition devient homogène et les éléments huileux se séparent.

Deux auteurs américains, Kingsley et Conn (93) ont étudié aussi le développement des œufs de quelques Poissons marins, entre autres du *Ctenolabrus caeruleus*. Ils ont vu qu'au moment de la maturité de l'œuf, la vésicule germinative est alors invisible et que les globules vitellins disparaissent; l'œuf est alors transparent et le germe se concentre à l'un des pôles. Dans le disque germinatif, ils ont constaté la présence d'un aster simple et quelque temps après ils ont vu s'échapper de l'œuf par le micropyle, un petit corps qu'ils considèrent comme un globule polaire. L'observation de ces auteurs vient donc confirmer celles de Hoffmann.

Les faits observés par Hoffmann, Kingsley et Conn relativement à la disparition de la vésicule germinative chez certains Poissons osseux sont tout à fait en accord avec ceux qui ont été vus par un grand nombre d'auteurs chez beaucoup d'Invertébrés, par Bütschli (29) chez les Mollusques, Fol (50) et Hertwig (78) chez les Echinodermes, etc. Les observations incomplètes d'Ed. Van Beneden (19) sur l'œuf du Lapin permettent de supposer que chez les Mammifères la vésicule germinative donne aussi naissance aux globules polaires et au noyau de l'œuf. Bien qu'on n'ait encore rien observé de semblable chez les autres Vertébrés, il y a tout lieu de croire que la disparition de la vésicule germinative suit un processus

identique chez ces animaux. Chez la Lamproie, Kupffer et Benecke (109) ont vu se produire à la surface du vitellus un globule polaire avant la fécondation et un autre après la fécondation; chez le même animal, Calberla (30) a constaté la présence d'un pronucleus femelle à l'endroit où avait disparu la vésicule germinative. D'après Salensky (163), la vésicule germinative de l'œuf du Sterlet disparaît dans les premières heures qui suivent la ponte. A sa place on aperçoit, dans le germe, un petit corps arrondi qui serait le pronucleus femelle. En même temps apparaît au pôle actif de l'œuf, à la surface du vitellus, une substance transparente, homogène, analogue au voile que Hertwig (78) a signalé à la surface de l'œuf de la Grenouille. Le corps véliforme est peut-être l'homologue des globules polaires.

La production de globules polaires n'a jamais été constatée chez les Plagiostomes, les Reptiles et les Oiseaux; mais on ne saurait, ce me semble, en conclure que la vésicule germinative ne se transforme pas chez ces animaux en noyau de l'œuf et en globules polaires. Il se peut très bien, en effet, que les globules polaires au lieu de se séparer de l'œuf restent inclus dans le germe et échappent à l'observation. C'est ainsi que, dans l'œuf du *Moina rectirostris*, Grobhen (61) a vu une masse polaire se différencier au pôle actif de l'œuf, mais rester enclavée dans le vitellus. Le fait suivant que j'ai observé chez la Grenouille viendrait à l'appui de cette manière de voir. Comme je l'ai déjà dit, la vésicule germinative disparaît chez la Grenouille de même que chez la Truite, pendant la chute de l'œuf dans la cavité abdominale. Dans un point très voisin de la périphérie de l'œuf, à l'endroit où a disparu la vésicule germinative, on observe sur des coupes, un espace clair, entouré de pigment, au centre duquel est un petit corps rond, légèrement granuleux, à bords très nets. Par ses dimensions et son aspect, ce corps ressemble tout à fait au noyau femelle que Hertwig (78) a vu dans le voisinage du noyau spermatique, à l'extrémité de l'une des trainées pigmentaires découvertes dans l'œuf des Batraciens par Van Bambeke (12). Hertwig a très bien décrit et figuré la fusion de ce noyau femelle avec le noyau mâle pour constituer le premier noyau de segmentation. Mais il n'avait pu constater l'origine du noyau femelle. Souvent on aperçoit auprès du

noyau femelle, dans l'espace clair, provenant de la disparition de la vésicule germinative, un ou deux autres petits corps réfringents, plus petits que le noyau, moins bien délimités et plus rapprochés de la surface de l'œuf. Ces corpuscules me paraissent être des globules polaires qui restent ainsi dans l'œuf et qui sont plus tard résorbés ou expulsés. J'ai pu voir, en effet, quelquefois sur des œufs fécondés de *Rana temporaria*, au moment de la formation du premier sillon de segmentation, un ou deux petits globules de protoplasma incolore, situés au-dessous de la membrane vitelline, dans le sillon de segmentation. Une observation analogue a été faite depuis par M. Mathias Duval (43) dans les mêmes conditions. Cet auteur considère aussi ces globules comme des globules polaires. Il se peut que ces corpuscules ne soient expulsés de l'œuf qu'exceptionnellement et deviennent alors visibles, tandis que normalement ils restent inclus dans le vitellus. Il en serait de même chez les Poissons; chez certains d'entre eux, tels que ceux qui ont été observés par Hoffmann, Kingsley et Conn, les globules polaires seraient expulsés de l'œuf. Chez d'autres, tels que les Salmonides, ils demeureraient dans le germe. Si cette hypothèse était confirmée, elle prouverait que les globules polaires n'ont pas une importance aussi grande que le veulent certains auteurs tels que Sedwig-Minot (173), Balfour (9), Sabatier (162) et Ed. Van Beneden (20) qui considèrent ces corps comme une partie mâle expulsée de l'œuf, originellement mâle et femelle. Que deviendrait cette substance mâle dans le cas où les globules polaires persistent dans l'œuf et sont résorbés? Récemment O. Schultze (171) a observé la formation d'un fuseau de direction et des globules polaires chez les Amphibiens. Ses recherches ont besoin d'être reprises afin d'établir si le fait qu'il a constaté est général.

L'œuf pondu et non fécondé présente chez beaucoup de Poissons osseux des modifications qui ont été très bien étudiées par plusieurs observateurs, entre autres par Van Bambeke (11). Cet œuf est le siège de mouvements actifs du germe accompagnés de changements de forme pouvant simuler les premières phases de la segmentation. Dans l'œuf de la Tanche, d'après l'auteur belge, le germe coiffe le vitellus comme une calotte qui prend bientôt la forme d'une lentille biconvexe

Les éléments vitellins, globules huileux et globules albuminoïdes, se rassemblent au-dessous du germe; celui-ci émet des prolongements filiformes, semblables aux pseudopodes d'un Rhizopode, qui vont pour ainsi dire pêcher les éléments vitellins pour les accumuler au-dessous du germe. Le noyau vitellin ainsi constitué est formé d'une masse centrale finement granuleuse, entourée d'éléments plus volumineux. Le germe, doué en même temps de mouvements amiboïdes énergiques, change constamment de forme. Suivant Van Bambeke, ces mouvements auraient pour but de mettre les différents points du protoplasma plastique en contact avec les éléments nutritifs. Le noyau vitellin peut être, en effet, momentanément emprisonné en partie par le germe. Le disque germinatif présente des protubérances qui simulent un commencement de segmentation; il se détache quelquefois de sa masse de petites portions qu'on pourrait prendre pour des globules polaires. Les mouvements amiboïdes persistent quatre heures après la ponte. Chez la Lote, les changements de forme du germe sont beaucoup plus lents et moins prononcés. De semblables mouvements du germe, accompagnés de l'accumulation des éléments huileux du vitellus au-dessous du disque germinatif, ont été signalés chez d'autres Poissons osseux : chez le Brochet, par Lereboullet (111), Reichert (143-144), His (82) et Ramson (134); chez la Perche, par Lereboullet (111); chez l'Épinoche, par Ramson (134); enfin chez les Salmonides, Truite, Saumon et Ombre, par Stricker (186), Kupffer (104), Weil (195), Oellacher (123) et His (82).

Dans les œufs assez volumineux, à capsule épaisse et peu transparente, des Salmonides, la constatation des mouvements du germe est difficile; elle ne peut se faire que d'une manière indirecte, en durcissant rapidement les œufs, comme l'ont fait Stricker et Oellacher, et en observant à la surface du germe des bosselures, et sur ses bords des irrégularités. En me plaçant dans ces conditions, j'ai pu vérifier les observations de ces auteurs.

Lorsqu'on met dans l'eau un œuf de Truite pondu et non fécondé, on constate au bout de quelques heures que le germe qui était primitivement étalé à la surface de l'œuf, ainsi que je l'ai dit, s'est concentré et est devenu beaucoup plus visible.

Dans son mouvement de contraction, il entraîne avec lui un grand nombre de gros globules huileux qui se trouvaient dans la couche corticale. Le germe ainsi rassemblé devient alors très apparent, c'est ce qui avait fait croire à Coste qu'il ne se formait qu'après la ponte. Chez l'Épinoche on peut suivre par transparence la concentration du germe. Les mouvements qui s'observent alors sont analogues à ceux qui se voient dans l'œuf après la fécondation, et que je décrirai plus tard.

II. — FÉCONDATION.

La fécondation chez les Poissons osseux, sauf chez quelques rares espèces ovovivipares, telles que le *Zoarces viviparus*, est externe; elle s'opère dans l'eau, le mâle émettant sa semence sur les œufs pondus par la femelle. Aussi la fécondation artificielle est-elle très facile chez ces animaux; pratiquée pour la première fois par Jacobi (1), vers le milieu du dernier siècle, cette opération est devenue tout à fait classique depuis les belles recherches de Coste.

Les spermatozoïdes de Salmonides sont complètement immobiles dans la laitance extraite de l'animal. Dès qu'il sont mis en contact avec l'eau, ils exécutent des mouvements de trépidation très vifs qui ne durent que quelques instants, puis ils redeviennent immobiles; la durée de ce mouvement ne dépasse pas trente secondes. Coste admet que la vitalité des spermatozoïdes persiste pendant sept ou huit minutes, parce qu'il a pu au bout de ce temps féconder des œufs avec de l'eau spermatisée. Ce résultat tient à ce que la laitance forme une masse assez compacte qui ne se mêle à l'eau que peu à peu, de sorte que les spermatozoïdes du centre de la masse ne se

(1) « Vers le milieu du dernier siècle, en 1758, le comte de Goldstein, grand chancelier des duchés de Bergues et de Juliers pour son Altesse palatine, remit à l'un des ancêtres du célèbre Fourcroy un mémoire sur la fécondation artificielle des œufs de Poisson et sur l'emploi de ce procédé pour le repeuplement des rivières et des étangs. Ce remarquable travail qu'il tenait d'une personne en qui il avait la plus grande confiance, et dont Jacobi était l'auteur, était écrit en allemand, et M. de Fourcroy, trouvant des difficultés à le traduire, le comte de Goldstein voulut bien le lui donner en latin. La version française fut publiée en entier, en 1773, dans le *Traité général des pêches* de Duhamel du Monceau, rédigé par ordre de l'Académie des sciences. » COSTE, *Instructions pratiques sur la pisciculture*. Paris, 1853, p. 1.

mettent en mouvement que lorsque les autres sont morts depuis déjà longtemps. On peut constater ce fait en mettant un peu de laitance au contact de l'eau sous le champ du microscope; on voit alors les spermatozoïdes se désagréger petit à petit autour de la goutte de laitance, et s'éloigner en tourbillonnant dans l'eau; il s'écoule plusieurs minutes avant que toute la laitance soit mêlée à l'eau, et pendant tout ce temps on voit des spermatozoïdes mobiles, et d'autres qui sont morts depuis longtemps. Mais si l'on mélange rapidement la laitance à l'eau, de manière à mettre tous les spermatozoïdes à peu près au même moment en contact avec le liquide, on constate que les mouvements ne persistent que quelques secondes.

Chez l'Épinoche et l'Épinochette, la vitalité des spermatozoïdes est beaucoup plus grande que chez les Salmonides. En pratiquant des fécondations artificielles d'Épinochette, j'ai vu les spermatozoïdes tourner dans l'orifice micropylaire des œufs pendant vingt à trente minutes; quelques-uns même étaient encore mobiles au bout d'une heure et demie. C.-K. Hoffmann (89) a constaté aussi que plusieurs Poissons de mer, pour lesquels il a pu pratiquer la fécondation artificielle, *Scorpcæna scrofa*, *S. porcus*, *Julis vulgaris*, *Crenilabrus pavo* et *Heliasis chromis* ont des spermatozoïdes doués d'une assez grande vitalité. Toutefois ils perdent leurs mouvements après un séjour de trente minutes dans l'eau de mer.

Dans une note présentée à l'Académie des sciences, en 1877, j'ai fait connaître les résultats de mes recherches sur la vitalité des spermatozoïdes de la Truite et sur la fécondation des œufs avec de la laitance mélangée à certains liquides (67).

Sur une centaine d'œufs de Truite fécondés avec de la laitance mêlée à l'eau depuis une minute, aucun œuf ne s'est développé. Après quinze secondes de contact avec l'eau, les mouvements des spermatozoïdes sont lents et peu étendus; un grand nombre même sont déjà immobiles; soixante œufs fécondés avec ce sperme affaibli ont donné quarante-six éclosions. Le sperme peut, au contraire, garder longtemps sa vitalité lorsqu'on le conserve à sec dans un milieu humide. Ainsi de la laitance laissée pendant quatre jours dans un flacon bouché, à une température de 10 à 15 degrés, a pu servir à féconder quarante œufs, sur lesquels huit seulement ne se sont

pas développés; j'ai même pu féconder des œufs avec de la laitance datant de six jours.

J'ai pratiqué une série de fécondations avec de la laitance soumise à l'action de l'alcool et des anesthésiques. Des œufs provenant d'une même ponte furent essuyés avec soin sur du papier à filtrer, afin de les débarrasser du liquide péritonéal qui pouvait y adhérer, et empêcher ainsi les mouvements des spermatozoïdes. On mit sur un certain nombre de ces œufs quelques gouttes de sperme, puis on versa sur le tout de l'eau alcoolisée à $\frac{5}{100}$; au bout de quelques minutes, les œufs furent placés dans l'eau courante. On traita de même les autres œufs en les arrosant d'abord avec de la laitance fraîche, puis avec de l'eau alcoolisée à $\frac{10}{100}$, de l'eau éthérée, de l'eau chloroformée et de l'eau pure. Voici quels furent les résultats de ces fécondations :

Eau alcoolisée à $\frac{5}{100}$	91 œufs	74 développés.
Eau alcoolisée à $\frac{10}{100}$	59 —	50 —
Eau éthérée.....	51 —	42 —
Eau chloroformée.....	32 —	19 —
Eau pure.....	62 —	50 —

Les éclosions ont eu lieu toutes à la même époque, et les petites Truites provenant de ces différents œufs n'ont présenté dans la suite aucune particularité qui pût les faire distinguer des alevins obtenus par fécondation normale.

Ces expériences prouvent que l'alcool et les anesthésiques n'exercent pas une action nuisible sur les spermatozoïdes de la Truite, à des doses suffisantes pour tuer cependant des animaux inférieurs, tels que des Infusoires. Cette innocuité n'est probablement qu'apparente; la vitalité des spermatozoïdes des Salmonides a une durée si courte que l'alcool et les anesthésiques n'ont pas le temps d'agir sur ces organismes avant leur pénétration dans l'œuf; dès qu'ils sont entrés dans le germe, ils sont à l'abri des substances toxiques. Il est probable que les spermatozoïdes d'autres Poissons, comme ceux de l'Épinoche qui présentent une vitalité beaucoup plus longue, se comporteraient différemment mis en présence de l'alcool et des anesthésiques, et perdraient leurs mouvements plus tôt que dans l'eau

pure. Je n'ai pu malheureusement faire des recherches à ce sujet.

Les œufs mûrs de la Truite, mis dans l'eau sans être fécondés, perdent aussi assez rapidement la propriété d'être fécondés ; je n'ai pas déterminé exactement la durée de la période pendant laquelle les œufs restent fécondables ; elle ne dépasse pas très probablement une demi-heure. L'œuf absorbe en effet de l'eau qui gonfle la capsule, et le micropyle se trouve ainsi fermé. Les œufs pondus, conservés à sec dans une atmosphère humide et à une température ne dépassant pas 12° C., conservent leur propriété d'être fécondés pendant deux ou trois jours. Des œufs datant de deux jours fécondés avec du sperme frais ont donné trente-deux éclosions sur quarante œufs ; des œufs datant de quatre jours ont donné cinq éclosions sur vingt œufs, et des œufs datant de cinq jours, une seule éclosion sur vingt-deux œufs. L'œuf extrait de l'animal perd donc sa vitalité plus vite que ne le fait le spermatozoïde.

Pour les œufs qui ont un petit volume, comme ceux de l'Épinoche, il est facile de suivre directement, sous le microscope, les premières phases de la fécondation, c'est-à-dire l'entrée des spermatozoïdes par le micropyle. Pour les œufs des Salmonides, l'observation est beaucoup plus difficile. Cependant en faisant tomber, immédiatement après la fécondation, des œufs dans une solution d'acide chromique, assez forte, afin de les tuer rapidement, et en pratiquant ensuite des coupes à travers la région micropylaire, on peut voir des spermatozoïdes engagés dans le canal du micropyle. Mais, lorsqu'on veut retrouver les éléments mâles dans l'intérieur de l'œuf, on éprouve une difficulté insurmontable. Le spermatozoïde est tellement petit par rapport à l'œuf qu'il est impossible de le distinguer après sa pénétration dans la masse granuleuse du disque germinatif. J'ai essayé un grand nombre de fois de rechercher le ou les spermatozoïdes dans le germe de la Truite et de l'Épinoche, soit sur des coupes d'œufs durcis immédiatement après l'imprégnation, soit dans des germes extraits de l'œuf vivant. Les réactifs colorants, tels que le vert de méthyle, le carmin aluné, l'hématoxyline, qui ont une grande affinité pour la substance chromatique constituant la tête du spermatozoïde, colorent aussi la totalité du germe, de sorte qu'ils ne

peuvent servir pour de semblables recherches. De plus, le germe renferme un grand nombre de corpuscules réfringents qui ont tout à fait les dimensions et l'aspect d'une tête de spermatozoïde.

Chez l'Épinoche et l'Épinochette, grâce à la transparence de l'œuf, j'ai pu souvent observer les modifications qui suivent l'imprégnation. Quelques minutes après l'entrée des spermatozoïdes dans l'œuf, on voit apparaître, entre la capsule et le vitellus, un espace clair, dû à la rétraction du vitellus et à l'entrée d'une certaine quantité d'eau, ainsi que Miescher l'a démontré pour les Salmonides. Le germe de l'Épinoche est, comme je l'ai déjà dit, très mal délimité et très étendu dans l'œuf pondu. La couche corticale granuleuse et peu transparente, aux dépens de laquelle se constitue le germe, paraît avoir à peu près la même épaisseur sur tout le pourtour de l'œuf. Lorsque commence la rétraction du vitellus, la couche corticale s'épaissit sur certains points et forme des bosselures qui donnent au contour du vitellus un aspect irrégulier. Les bosselures changent de forme et de place ; on les voit parcourir la surface du vitellus comme des vagues qui se déplaceraient très lentement à la surface de l'eau. Toute la masse vitelline est animée des mêmes mouvements et on la voit s'étrangler de distance en distance. Les protubérances, formées par la substance finement granuleuse de la couche corticale, deviennent de moins en moins nombreuses et se fusionnent à l'un des pôles de l'œuf. Elles constituent finalement une seule masse en forme de calotte, renflée en son milieu, et amincie sur ses bords, qui coiffe environ le quart du globe vitellin. (Planches, fig. 6.) Cette masse est encore animée pendant quelques temps de mouvements d'ondulation qui déplacent sa partie renflée, et achèvent sa concentration. Une heure et demie environ après la fécondation, le germe de l'œuf d'Épinoche est définitivement constitué et a pris la forme d'une lentille plan-convexe, qui repose par sa face plane sur le vitellus, et se continue par ses bords amincis avec la couche corticale entourant le globe vitellin. Pendant les mouvements de concentration du germe, les éléments huileux, qui étaient disséminés à la périphérie de l'œuf, dans la couche corticale, se sont rassemblés au-dessous du disque germinatif, auquel ils sont quelquefois reliés par des filaments protoplasmiques analogues à

ceux que Van Bambeke (11) a décrits dans l'œuf de la Tanche.

Ramson (134), qui a étudié, chez l'Épinoche, les mouvements que je viens de décrire, pense qu'ils sont dus à une contraction de la couche plasmique de l'œuf. His (82) admet aussi que les mouvements très curieux qui s'observent dans l'œuf du Brochet, se passent dans la couche corticale. Je partage entièrement cette opinion. Le vitellus est constitué, en effet, par une masse albumineuse spéciale qui ne saurait être douée de contractilité, tandis que la couche corticale possède toutes les propriétés du protoplasma et entre autres la contractilité.

Il est probable que dans l'œuf des Salmonides, il se passe des phénomènes semblables à ceux dont l'œuf de l'Épinoche est le siège, mais l'opacité de la capsule empêche de bien les observer. Stricker (186) et Oellacher (123) en durcissant des œufs de Truite, pris à des moments de plus en plus éloignés de leur fécondation, ont constaté, après avoir enlevé la capsule, des changements de forme dans le germe, se traduisant par des bosselures. De semblables bosselures irrégulières s'observent, en effet, à la surface du germe, quelques heures après la fécondation, mais je les ai trouvées beaucoup moins prononcées que ne les ont figurées Stricker et Oellacher; cela tient, je crois, à ce que je tuais les œufs plus rapidement que ces deux auteurs, de sorte qu'il ne se produisait pas de contractions irrégulières du germe sous l'influence des réactifs.

Lorsqu'on pratique des coupes à travers des œufs durcis dans les premières heures qui suivent la fécondation, on peut suivre le phénomène de la concentration du germe et voir comment il devient de plus en plus épais, et finalement une lentille plan-convexe. Le germe se présente d'abord sur une coupe médiane, une demi-heure après la fécondation, comme un croissant très mince, qui recouvre à peu près le sixième de la circonférence du vitellus. Une heure et demie à deux heures après, le croissant a diminué d'étendue, et sa partie médiane s'est renflée en forme de lentille biconvexe, dont les bords se continuent avec ceux du croissant. Ce n'est que six à huit heures après la fécondation que le germe a achevé sa concentration; il lui faut souvent un temps beaucoup plus considérable, lorsque la température est basse. Il se présente alors sous la forme d'une masse lenticulaire à bords épais dont la face

supérieure libre est convexe, et la face inférieure, mal délimitée par rapport au vitellus sous-jacent, est plus aplatie.

Le germe est constitué par une substance finement granuleuse, au milieu de laquelle se trouvent de petits éléments arrondis, réfringents, homogènes, de nature protoplasmique, et qui sont de plus en plus volumineux de la surface vers la profondeur. Ces éléments se retrouvent dans la couche corticale qui s'étend au-dessous du germe à la surface du vitellus, et qui constitue plus tard le parablaste. On trouve parfois à la surface du germe de petits corps lenticulaires d'une coloration jaunâtre ou brunâtre, d'une réfringence plus grande que celle de la substance germinative et qui semblent enchâssés dans la couche superficielle. Ce sont les petites globules vitellins, dont j'ai parlé et qu'Oellacher a pris probablement pour les taches germinatives.

J'ai cherché avec soin sur de nombreuses coupes de germes, l'existence des noyaux mâle et femelle et je n'ai jamais pu les rencontrer. Malgré cela, je suis tout disposé à admettre qu'ils existent chez les Salmonides et qu'ils se comportent comme Hoffmann (89) l'a constaté chez d'autres Poissons. Cet habile observateur a vu, en effet, que chez les Poissons marins, chez lesquels il a suivi la transformation de la vésicule germinative en noyau femelle et en globules polaires, le spermatozoïde, après son entrée dans le germe, se transforme en un noyau mâle entouré d'un aster. Le noyau mâle et le noyau femelle grossissent en s'approchant l'un de l'autre et se fusionnent pour former le premier noyau de segmentation.

Dans plusieurs germes de Truite encore largement étalés sur le vitellus, j'ai observé une disposition rayonnante du protoplasma autour d'un centre situé sur la ligne médiane du germe; mais au centre de ce grand aster, dont les rayons atteignent presque la périphérie du disque germinatif, je n'ai pu trouver, avec le plus fort grossissement, ni à l'aide des réactifs colorants, aucune trace de noyau. A la fin de la concentration du germe, quelque temps avant la segmentation, on voit aussi au centre du germe un aster à rayons très étendus, entourant un espace clair qui renferme un noyau à contours mal délimités; ce noyau est évidemment le premier noyau de segmentation. Waldner (194) n'a pu constater aussi la présence du premier

noyau de segmentation chez la Truite que sept heures après la fécondation : le noyau était situé au milieu du germe, plus rapproché de la surface externe que de la surface interne.

Kupffer (108) qui a étudié récemment la fécondation de l'œuf de Truite, décrit les phénomènes suivants : dans l'œuf non fécondé, sur une coupe pratiquée à travers la région du micropyle, on distingue un petit disque central avec un corpuscule excentrique, solide, se colorant en jaune par le picrocarmin, et une zone externe radiée. Dix minutes après la fécondation, on observe à la surface du germe une membrane délicate, qui vingt minutes plus tard se montre striée perpendiculairement et présente, au milieu d'un bouchon de substance germinative, des disques polaires. Entre le germe et le micropyle, Kupffer a vu de petits corps aplatis, formés d'une substance finement granuleuse, dans lesquels il aurait trouvé deux fois, un noyau colorable, ce sont les cellules polaires. Une heure après la fécondation apparaît, au sommet apical du germe, une figure allongée, composée de quatre petites vésicules et entourée d'une zone claire, perpendiculaire à l'axe de l'œuf. L'auteur n'a pu déterminer si cette sorte de pronucleus était mâle ou femelle. Deux heures et quart après la fécondation, on observe une autre figure semblable, située plus profondément et parallèle à l'axe de l'œuf. Trois heures après la fécondation, le germe présente deux noyaux qui se conjuguent bientôt suivant la direction de l'axe de l'œuf. Jusqu'à la dixième heure on ne trouve plus qu'un seul noyau. Enfin, entre la douzième et la dix-huitième heure commence la division du premier noyau de segmentation, le plan de division coïncidant avec celui de l'axe de l'œuf.

III. — SEGMENTATION.

La segmentation de l'œuf des Poissons osseux, vue pour la première fois en 1836, par Rusconi (152-153) chez la Tanche, a été étudiée et décrite souvent par un grand nombre d'auteurs, de Filippi (46), Vogt (191), Aubert (3), Lereboullet (111-112), Kupffer (104), Stricker (186), Oellacher (123), Owsjannikow (124), Klein (94), His (83), Van Bambeke (11), Van Beneden (19), C. K. Hoffmann (89), Kingsley et Conn (93),

Ziegler (200), Agassiz et Whitman (1), Ryder (154), Brook (25-26), von Kowalewski (103), List (117) et Fusari (52). Aussi ne m'attarderai-je pas à la décrire avec détail, ni à réfuter certaines erreurs d'observation, telles que celle de Stricker qui croyait que les sphères de segmentation se produisaient par bourgeonnement, erreur qui a été très bien relevée par Oellacher et par Klein. J'insisterai cependant sur quelques points particuliers que j'ai étudiés plus spécialement.

La segmentation chez un certain nombre de Poissons, la Perche, l'Épinoche, etc., suit une marche régulière dont le type est le suivant :

Le germe se divise en deux parties égales par un sillon médian. Un second sillon perpendiculaire au premier partage chacune des moitiés en deux autres, de sorte que le germe est divisé en quatre parties. Deux autres sillons parallèles au second partagent le disque germinatif en huit segments ; mais la disposition de ces segments sur deux rangs parallèles donne au stade VIII des Poissons un aspect particulier ; qui ne se retrouve pas dans l'œuf d'autres animaux. Le stade XVI est obtenu par la formation de deux sillons parallèles au premier.

Chez la Truite on retrouve assez souvent ce type régulier de segmentation ; mais on peut aussi distinguer un autre type dérivé du premier et se rapprochant plus de celui qui s'observe chez les Batraciens.

Le premier sillon de segmentation, ainsi qu'Oellacher l'a signalé le premier, apparaît généralement sur l'un des bords du germe sous forme d'une petite dépression linéaire plus accentuée à quelque distance du bord libre du germe que sur ce bord même. Quelquefois la dépression se produit au centre même du disque et s'étend vers l'un des bords avant de se diriger vers le côté opposé. Le germe, au moment de l'apparition du premier sillon de segmentation, entre la dixième et la vingt-quatrième heure après la fécondation, ne présente pas encore un contour bien net, comme il en aura un quelque temps après ; il existe à sa périphérie des encoches et des prolongements irréguliers, qui semblent être des expansions protoplasmiques fixées par l'action du réactif durcissant. Après la formation du premier sillon, le germe est généralement circulaire, mais il présente souvent une forme elliptique, le sillon correspondant

au petit axe de l'ellipse; quelquefois le premier sillon est excentrique et divise l'ellipse en deux parties inégales. (Planches, fig. 25, 26 et 27.)

Sur les bords du premier sillon, ainsi que sur ceux des autres sillons, on observe des plis radiés très fins, identiques à ceux que Max Schultze (170) a si bien décrits et figurés sur les bords des sillons de l'œuf de Grenouille, les plis se voient très bien sur l'œuf vivant de l'Épinoche.

Le deuxième sillon de segmentation est perpendiculaire au premier, et commence vers le centre du germe, soit immédiatement en partant du premier sillon, soit à une petite distance de chaque côté de ce point. (Planches, fig. 30 et 31.) Il arrive très souvent que, lorsque le deuxième sillon est terminé ou quelquefois pendant sa formation, il s'opère des modifications dans la forme et le rapport des quatre segments. Ceux-ci se séparent à leur angle interne, de sorte que deux segments opposés viennent se mettre en rapport suivant une petite ligne droite et que les deux autres se trouvent séparés. Les axes des sillons se trouvent ainsi modifiés, deviennent brisés et ne sont plus à angle droit. (Planches, fig. 34.) Rauber (142), qui a publié récemment un mémoire intéressant sur la segmentation de l'œuf des Brataciens et des Poissons, a appelé l'attention sur cette disposition des deux premiers sillons. Suivant lui, le deuxième sillon ne se formerait pas ordinairement, chez la Grenouille, suivant le schéma classique établi par Prévost et Dumas (127). Deux petites dépressions viendraient aboutir isolément de chaque côté du premier sillon, à une certaine distance l'une de l'autre, de manière à être reliées entre elles par une ligne de brisure dépendant du premier sillon. Cette disposition qui se retrouve chez les Poissons osseux constituerait le type ranoïde de la segmentation de l'œuf de ces animaux.

La figure décrite par Rauber s'observe souvent, en effet, chez la Grenouille, mais elle semble résulter, comme chez la Truite, d'un déplacement secondaire. Chez les Poissons osseux elle n'a pas été signalée ni par les anciens auteurs, tels que Rusconi, Lereboullet, Stricker, Oellacher et ni par Ziegler, qui dans ces derniers temps a suivi le développement du Saumon. Seul C. K. Hoffmann (89) a figuré (pl. V, fig. 4) dans un œuf de *Julis* une disposition du stade IV semblable à celle

que j'ai observée chez la Truite; mais dans le texte de son mémoire il n'appelle pas l'attention sur ce sujet.

Le stade VIII de la Truite résulte de la formation de deux nouveaux sillons parallèles au premier. (Planches, fig. 37.) Mais souvent, à partir de ce stade, la segmentation présente de grandes irrégularités. Chaque moitié des deux nouveaux sillons se forme isolément et peut affecter des dimensions très variables. Normalement les deux moitiés d'un même sillon viennent aboutir au même point du sillon diamétral, perpendiculaire, en se plaçant plus ou moins dans le prolongement de l'un de l'autre; mais le plus souvent chaque moitié aboutit séparément au sillon diamétral en convergeant vers le centre ou vers la périphérie du germe. Celui-ci se trouve alors découpé à sa surface en huit segments de forme et de volume dissemblables. L'irrégularité de la segmentation peut être encore plus marquée dès le stade VIII et le germe peut offrir les aspects figurés. (Planches, fig. 35, 36, 38 et 39.)

Le stade XVI se présente très rarement avec la régularité qui s'observe chez l'Épinoche, et dont la figure 41 (Planches) donne un exemple. A partir de ce moment, le fractionnement du germe se fait par des bipartitions égales ou inégales de chaque segment, et les lignes de division peuvent affecter des directions très variables. Certains segments sont quelquefois en retard sur les autres et restent pendant quelque temps plus volumineux; mais finalement toute la surface du germe se trouve découpée en une trentaine de segments qui, primitivement polyédriques, affectent alors une forme plus ou moins sphérique. (Planches, fig. 44 et 45.) La segmentation continue alors à se faire régulièrement, les cellules devenant de plus en plus petites et de plus en plus régulières.

L'étude de la segmentation sur des coupes, comme l'a fait le premier Oellacher (123), est beaucoup plus intéressante que le simple examen des œufs en surface. Lorsqu'on pratique des coupes d'un germe de Truite perpendiculaires au premier sillon de segmentation, on constate à la partie médiane de la surface du germe une petite dépression à laquelle fait suite une ligne claire, très fine, qui s'étend vers le vitellus. Suivant Oellacher et Ziegler, le premier sillon ne s'étendrait pas jusqu'au vitellus, et n'entamerait que les couches superficielles du germe:

Balfour (8) pour les Plagiostomes, Salensky (163) pour le Sterlet, Sarasin (164) pour les Reptiles, ont signalé le même fait. Au contraire Coste (33 bis), Hæckel (63), Van Beneden (19), Hoffmann (89), ont figuré et décrit, chez d'autres Poissons osseux, le premier sillon divisant et traversant le germe dans toute son épaisseur. Mes propres observations m'ont démontré qu'il en est de même chez la Truite.

La ligne très fine qui fait suite à la dépression superficielle du premier sillon peut être suivie jusqu'au contact du vitellus, du moins sur les coupes qui passent exactement par le centre du germe. Cette ligne est bordée de chaque côté par une petite bande claire nettement différenciée du protoplasma voisin. A l'aide d'un grossissement assez fort on constate que ces bandes claires sont traversées par des lignes très fines, parallèles entre elles et perpendiculaires à la ligne médiane; les lignes radiées se perdent dans le protoplasma des deux segments et semblent converger vers les deux premiers noyaux de segmentation. Cette disposition rappelle celle qui s'observe dans les cellules végétales, au moment où se forme la plaque cellulaire quand se constitue la cloison de séparation des deux cellules filles. (Planches, fig. 60.)

Les premiers segments du germe possèdent-ils une membrane d'enveloppe? Je crois pouvoir répondre à cette question par l'affirmative. Il arrive, en effet, quelquefois comme le montre la figure 60 (Planches), qu'il se détache à la périphérie du segment des lambeaux très minces qui ont tout à fait l'apparence d'une membrane de cellule. Cette membrane se continue avec la ligne qui indique la séparation des deux segments; celle-ci me semble donc être une cloison se formant aux dépens d'une figure radiée analogue à celle des cellules végétales.

Oellacher (123) a signalé le premier l'existence d'une bande claire indiquant la formation des sillons de segmentation, mais il ne paraît pas avoir vu la ligne qui occupe le milieu de la bande claire et qui représente, je crois, la membrane de cellule. Nuel (121) admet aussi une membrane autour des sphères de segmentation du *Petromyzon Planeri*. « La membrane existe, dit-il, au complet dès qu'une cellule s'est divisée en deux..... Elle ne pénètre pas entre les deux cellules qui viennent de se

former par division, mais une nouvelle lamelle naît ici au moment même de la division, par un processus analogue à celui qu'on a si bien observé dans les plantes. 5 (P. 446, en note.)

Oellacher et plus récemment Ziegler ont décrit sur le trajet des premiers sillons de segmentation, chez la Truite, des vacuoles ou des anfractuosités. Balfour (8) a signalé le même fait chez les Plagiostomes, et Sarasin (164) chez les Reptiles. Je n'ai pu observer qu'exceptionnellement ces anfractuosités et je ne les ai pas trouvées sur des germes qui avaient été traités par l'acide osmique ou le liquide de Kleinenberg. J'ai lieu de croire que ces productions ne sont pas normales et se produisent sous l'action de certains réactifs durcissants. On ne les observe pas lorsqu'on suit la segmentation sur des œufs transparents, comme ceux de l'Épinoche; Van Beneden, Hoffmann, Kingsley et Conn ne les ont pas vues non plus dans les œufs transparents qu'ils ont examinés.

L'étude des coupes du germe de la Truite, montre qu'il se produit de bonne heure, dès le stade VIII, des sillons parallèles à la surface qui détachent des segments, dans la partie superficielle, pour constituer les premières sphères de segmentation. Il se produit en même temps dans la profondeur du germe, au-dessous de ces premières sphères, des sillons perpendiculaires à la surface ou légèrement obliques. Ces sillons moins nombreux que les sillons superficiels ne pénètrent pas jusqu'au vitellus; ils découpent des segments beaucoup plus gros que ceux de la surface et qui sont reliés entre eux inférieurement par une masse indivise de protoplasma. Tous ces faits ont été très bien décrits et figurés par Oellacher (123).

Lorsque le germe est partagé en un certain nombre de segments irréguliers et polygonaux, de telle sorte qu'on en compte environ une dizaine sur une section médiane, la segmentation continue à se faire d'une manière plus régulière par une bipartition répétée des cellules; les cellules profondes restant toujours plus volumineuses que les autres.

Les cellules, qui mesurent à ce moment, sur des pièces fixées par le liquide de Kleinenberg, environ $0^{\text{mm}},04$ de diamètre, prennent une forme sphéroïdale et présentent entre elles des lacunes plus ou moins grandes et irrégulièrement distribuées. Cependant les cellules superficielles du germe sont plus rap-

prochées les unes des autres et constituent déjà une couche spéciale qui se différenciera de plus en plus pendant le développement ultérieur du germe. His (83) a bien représenté (Pl. I, fig. 2, 3 et 4) cet état lacunaire du germe, mais il a figuré aussi (Pl. I, fig. 3 et 4 et Pl. II, fig. 4) des chaînes de cellules unies entre elles, sous forme de cordons protoplasmiques, moniliformes, plurinucléés. Je n'ai jamais observé une disposition semblable.

La multiplication des cellules marche de plus en plus rapidement, au fur et à mesure qu'elles deviennent de plus en plus petites, et finalement la masse totale du germe se trouve divisée en un grand nombre de petits éléments qui ont un volume à peu près uniforme, sauf ceux de la couche superficielle, qui restent toujours plus petits et pressés les uns contre les autres, tandis qu'il existe de nombreuses lacunes entre les autres éléments.

Noyaux des sphères de segmentation. — J'ai déjà dit que le premier noyau de segmentation, dont l'origine m'est restée inconnue chez la Truite, est nettement visible dans le germe avant l'apparition du premier sillon. Ce noyau a été signalé pour la première fois par Oellacher (123), en 1872; il ne l'a vu qu'une seule fois sur une coupe, et il le décrit comme un corps granuleux mesurant 0^{mm},08 et renfermant un petit corps de 0^{mm},04. Ce noyau était légèrement excentrique et plus rapproché de la surface que de la base du germe (1). Il a été, au contraire, très bien observé par C. K. Hoffmann (89) dans les œufs transparents du *Julis vulgaris*, du *Scorpaena* et de quelques autres Poissons marins, où il se présente entouré d'un aster très net.

Chez la Truite, ce premier noyau est très difficile à observer; il ne peut se voir que sur des coupes et dans les quelques cas où j'ai pu le découvrir, sa présence ne se révélait que par une petite tache un peu plus foncée que le reste du protoplasma et entourée de lignes rayonnantes très étendues. Dans un germe divisé en deux, il est beaucoup plus aisé de voir dans chaque segment un noyau également entouré d'un aster. Oellacher

(1) Dans la figure 17 de la planche XXXIII de son mémoire, Oellacher représente ce premier noyau plus près de la base du germe que de la surface; il y a probablement une erreur dans le texte.

a vu ces noyaux et les décrit comme constitués par des amas de corpuscules situés dans une lacune proplasmique multiloculaire. Ces corpuscules mesuraient de 0^{mm},004 à 0^{mm},009 de diamètre, et se coloraient d'une manière plus intense que le reste du protoplasma par le carmin et le chlorure d'or. Oellacher s'est demandé si cet amas de corpuscules représentait un noyau unique, ou si chacun de ces corpuscules constituait un noyau. Il a observé une semblable disposition dans les sphères de segmentation à un stade plus avancé. Chaque noyau était formé par un amas de petites vésicules, et au moment de la division de la sphère, l'amas vésiculaire se divisait lui-même en deux. Oellacher pense que les noyaux ont une membrane plissée formant des lobes, qui sur une coupe optique représentent une série de vésicules placées les unes à côté des autres. Cet auteur rappelle que Remak (146) a décrit une disposition semblable du noyau dans les sphères de segmentation des Batraciens et Lang (110) dans les cellules cancéreuses.

Depuis Oellacher, Hertwig (78) a signalé, comme Remak, dans les sphères de segmentation de la Grenouille, les jeunes noyaux se formant par la réunion de vacuoles qui résultaient elles-mêmes du gonflement des grains de chromatine (granules de Bütschli); Fol (50), dans les œufs du *Toxopneustes lividus*, a vu également, à un certain moment, les noyaux constitués par un amas de sphérules, et il dit s'être assuré que ces corpuscules dérivent directement des renflements intranucéaires ou granules de Bütschli. Trinchese (187) a décrit et représente une disposition semblable dans les globules polaires des Éolidiens; mais, suivant lui les filaments chromatiques du noyau mère deviendraient, par la réunion de leurs deux bouts, des anneaux qui se réuniraient entre eux et qui, par l'adjonction d'une nouvelle substance nucléaire, se transformeraient en nouveaux noyaux. Bellonci (17), dans les sphères de segmentation de l'Axolotl a observé aussi la constitution vésiculaire du noyau à un certain stade de la cytodiérèse (1). D'après cet au-

(1) J'ai proposé le mot de *cytodiérèse* (κύτος, cellule, διαίρεσις, division) pour remplacer celui de *kariokynèse* et j'ai exposé dans une note spéciale les raisons qui me paraissent devoir faire adopter ce terme. Voir *Note sur la division cellulaire ou cytodiérèse*, dans les *Comptes rendus de l'Association française pour l'avancement des sciences, Congrès de la Rochelle, 1882*.

teur, les éléments chromatiques s'imbiberaient de suc nucléaire pour devenir des vésicules, qui se fusionneraient entre elles afin de constituer les noyaux-filles. Enfin von Kowalewski (103) a reconnu que les noyaux des sphères de segmentation du *Carassius auratus* sont, à l'état de repos, constitués par des amas de petites vésicules arrondies et transparentes.

J'ai vérifié les observations d'Oellacher, chez la Truite et celle de Bellonci, chez l'Axolotl; il est certain que les noyaux se présentent à certains moments comme formés par un amas de vésicules; mais avant d'exposer mes recherches à ce sujet je résumerai celles que j'ai faites sur la division cellulaire dans le germe de la Truite.

Le processus de la cytodiérèse est très difficile à suivre dans les premières sphères de segmentation, à cause de l'épaisseur des cellules et de leur état granuleux; de plus, on ne peut arriver à colorer convenablement les noyaux. Si l'on soumet, en effet, un germe de Truite, non segmenté ou seulement segmenté en un petit nombre de sphères, à l'action des réactifs colorants, tels que le carmin, le picrocarminate d'ammoniaque, le carmin aluné ou boraté, le vert de méthyle, l'hématoxyline, la safranine, etc., on constate que tout le protoplasma se colore fortement en prenant une teinte uniforme; les noyaux sont à peine un peu plus colorés. Plus les sphères de segmentation deviennent nombreuses et diminuent de volume, moins le protoplasma se colore et plus les noyaux, au contraire, retiennent fortement la matière colorante. J'ai observé le même fait dans les œufs des Batraciens, Grenouille, Triton et Axolotl. Il me semble résulter de ce fait que la substance chromatique de Flemming, dont la présence se traduit dans les noyaux par leur affinité élective pour les matières colorantes, est d'abord à peu près répandue également dans la protoplasma des cellules embryonnaires. Cette substance se sépare graduellement du protoplasma par une sorte de condensation de la substance nucléaire au fur et à mesure que les noyaux se multiplient.

Cette observation que j'ai consignée dans une communication préliminaire à l'Académie des sciences, en 1882 (71), a été confirmée depuis par A. Sabatier (161). « Pour ma part, non seulement, dit cet auteur, je puis confirmer les observations d'Henneguy, mais j'ajouterai que dans l'étude que je poursuis

depuis plusieurs années des éléments reproducteurs; j'ai été souvent frappé par la difficulté de bien délimiter par la coloration les noyaux dans les ovules mâles ou femelles pendant leur première période de grande activité, c'est-à-dire alors que vont se produire les éliminations destinées à déterminer la sexualité de l'élément (p. 447) ». Ed. Van Beneden (20) a remarqué aussi dans l'œuf de l'*Ascaris megalocephala*, que pendant la cytodièrese la protoplasma devient beaucoup plus chromophile. « Ceci tendrait à établir, dit-il, qu'une partie de la substance chromatique du noyau peut, à certains moments, se disséminer dans le corps protoplasmique. Si les rapports entre le corps cellulaire et le noyau chromatique sont tels que la chromatine nucléaire peut se répandre partiellement dans le protoplasma, l'on est en droit de supposer aussi que le même fait peut se produire pour le suc nucléaire. Rien ne s'oppose non plus à l'hypothèse d'après laquelle le phénomène inverse pourrait se produire (p. 584). »

C'est dans un germe du troisième ou du quatrième jour après la fécondation, qu'on peut suivre le mieux la division des cellules embryonnaires. Celles-ci sont alors constituées par un protoplasma finement granuleux; leur noyau est assez volumineux et se colore facilement par les réactifs. Je ne ferai que rappeler brièvement le résultat de mes recherches à ce sujet.

Le noyau d'une cellule à l'état de repos contient un réseau formé de petites granulations se colorant fortement sous l'action des réactifs colorants; il ne contient pas de nucléole distinct, mais on observe souvent une ou deux granulations plus volumineuses que les autres. Il est rare d'observer dans un germe, tué rapidement par les agents fixateurs, des cellules au repos; elles se présentent presque toutes à l'une des phases de la cytodièrese. Il existe, en effet, autour du noyau un espace clair, duquel partent en divergeant des lignes très claires qui vont presque jusqu'à la périphérie de la cellule et dont l'ensemble constitue un aster. Cet aster ne tarde pas à s'allonger et à prendre une forme elliptique, le noyau s'allonge aussi dans la même direction. L'aster se divise et ses deux moitiés vont former chacune un nouvel aster aux extrémités du grand axe du noyau. Flemming (47), en se basant sur ses observations sur l'œuf des Échinodermes, n'admet pas l'existence d'un

aster unique entourant d'abord le noyau; pour lui, l'aster est primitivement dicentrique. Je ne saurais partager cette manière de voir et les nouvelles observations que j'ai faites sur ce sujet ne me laissent aucun doute sur la réalité du premier aster unique.

Au moment de la constitution de l'amphiaster, on voit la membrane du noyau se plisser aux deux extrémités de son grand axe, en face des espaces clairs de l'amphiaster; puis la membrane ne tarde pas à disparaître en ces points et les rayons des asters pénètrent dans l'intérieur du noyau. Bobretsky (24) a observé le même fait dans l'œuf de la *Nassa*, et Fol (50) dans celui du *Pterotrachea* autour de la vésicule germinative. Flemming, au contraire, nie la pénétration des rayons des asters dans le noyau; suivant lui, les filaments achromatiques du fuseau prennent naissance aux dépens du noyau. Mes propres observations sont identiques à celles de Strasburger, qui fait provenir toute la figure achromatique du protoplasma cellulaire.

Pendant que se passent les phénomènes que je viens de décrire, le réseau chromatique du noyau s'est fragmenté en plusieurs petits corps homogènes, dans lesquels on ne distingue plus les granulations, se colorant plus fortement que celles-ci par les réactifs et ayant la forme de bâtonnets plus ou moins flexueux ou de virgules. Ces petits corps viennent se placer aux extrémités des rayons des asters qui ont pénétré dans le noyau et se disposent en une ou plusieurs rangées, pour constituer la plaque équatoriale des auteurs. La membrane du noyau disparaît complètement et l'on voit alors nettement dans la cellule la figure bien connue du fuseau avec l'amphiaster. Les éléments de la plaque équatoriale se séparent en deux rangées de petits bâtonnets qui se dirigent chacune en sens contraire, en suivant le grand axe du fuseau, vers chacun des deux asters. Il m'a été impossible, même en employant les meilleurs objectifs, tel que le $\frac{1}{18}$ à immersion homogène de Zeiss, de constater la division longitudinale des bâtonnets chromatiques, décrite pour la première fois par Flemming et constatée depuis par un grand nombre d'observateurs. Cela tient probablement à la petitesse des éléments chromatiques chez la Truite; la scission longitudinale des filaments se voit en

effet très bien dans les gros noyaux des larves de Batraciens urodèles.

Arrivés aux extrémités du fuseau, qui a pris alors la forme d'un rectangle et dont les filaments sont parallèles, les bâtonnets chromatiques, qui ont diminué de nombre, mais dont le volume s'est augmenté, se groupent de manière à constituer une figure pectiniforme. Lors de mes premières recherches sur le cytodierèse, je croyais que les éléments chromatiques se fusionnaient entre eux, en commençant par leurs extrémités périphériques. Flemming a réfuté avec raison cette interprétation ; j'ai reconnu depuis que les éléments chromatiques restaient libres, tout en se rapprochant cependant par leurs parties périphériques, et s'ils paraissent souvent fusionnés, c'est qu'ils ont été agglutinés par le réactif fixateur, ou bien parce qu'on ne les examine pas avec un grossissement suffisant.

Le corps de la cellule ne commence à s'étrangler en son milieu, qu'après la division du noyau ; les rayons des asters ont alors en partie disparu ; mais les filaments connectifs qui réunissent les deux moitiés du noyau persistent jusqu'à la séparation complète des deux nouvelles cellules.

D'après Flemming, le nouveau noyau de la cellule fille parcourrait en sens inverse, pour arriver au repos, les mêmes phases que le noyau-mère. Il est difficile de suivre, dans les cellules du germe de la Truite, les transformations du noyau-fille ; mais les faits que j'ai observés dans les cellules de segmentation de l'*Axolotl* et du *Triton* et qui corroborent tout à fait ceux que Bellonci a décrit dans ces mêmes cellules, tendent à me faire croire qu'il en est de même chez la Truite et que le noyau-fille se forme d'une façon différente de celle admise par Flemming. Dans les sphères de segmentation de l'*Axolotl* et du *Triton*, les filaments chromatiques, qui doivent constituer le noyau-fille, sont disposés en anses à peu près parallèles dont les extrémités libres sont dirigées du côté du plan de séparation des deux cellules. Les anses sont formées par deux filaments parallèles très déliés. Bientôt les extrémités libres de chaque anse se rapprochent de manière à former un anneau ; le filament interne disparaît et à sa place on voit des granulations accolées à la face interne de l'anneau. Les anneaux augmentent de volume, se rapprochent les uns des autres et s'accollent sur

certain points. Comment les anses chromatiques se transforment-elles en vésicules, ainsi que l'a vu Bellonci, c'est ce que je ne puis dire actuellement; mais il est certain qu'à un stade un peu plus avancé, le noyau-fille est formé par l'agglomération des vésicules qui se fusionnent petit à petit et constituent finalement le noyau définitif avec son réseau intérieur.

Je ne veux pas insister ici sur cet intéressant phénomène, je ne l'ai décrit sommairement que pour pouvoir expliquer la disposition signalée par Oellacher dans les premières sphères de segmentation de la Truite, disposition dont j'ai vérifié l'existence, ainsi que je l'ai dit plus haut. L'amas formé de plusieurs petites vésicules, qui constitue le noyau de ces sphères, n'est qu'un stade de transformation du noyau-fille. Il est probable que le même processus doit avoir lieu dans les cellules plus petites, mais le faible volume des éléments chromatiques n'en permet pas la constatation.

Parablaste. — Les phénomènes qui se passent dans la couche sous-jacente au germe, au moment de la segmentation, sont très intéressants à suivre et présentent une grande importance au point de vue de l'embryologie générale. Cette couche, qui a reçu des noms très différents suivant les auteurs, ne paraît être qu'un épaississement de la couche corticale, qui enveloppe le vitellus, et que j'ai déjà décrite dans l'œuf non fécondé. Je rappellerai brièvement les opinions émises sur cette couche.

Lereboullet (111 et 112), qui la signala le premier, lui donna le nom de *feuillelet muqueux*; il constata son existence chez le Brochet, la Perche et la Truite, et décrivit les transformations qu'elle subit pendant l'extension du germe sur le vitellus. Cette couche renfermerait, d'après lui, des cellules provenant de la transformation des globules vitellins.

Kupffer (104) a vu chez l'Épinoche des séries régulières de noyaux au-dessous du germe et des cellules prendre naissance par formation libre autour de ces noyaux. Aussi a-t-il donné le nom de *zone nucléaire* (Kernzone) à la couche située au-dessous du germe.

Owsjannikow (124) a remarqué aussi sous le germe du *Coregonus lavaretus* une couche protoplasmique dans laquelle apparaissent des cellules qui prennent part à la formation de l'embryon.

Van Bambeke (11) a constaté, dans l'œuf du Gardon (*Leuciscus rutilus*), que le germe segmenté est séparé du vitellus par une couche particulière, plus épaisse à la périphérie qu'au centre, cette *couche intermédiaire* est formée par un protoplasma à granulations nombreuses, plus grosses que celles des cellules de segmentation. Le bourrelet périphérique renferme des noyaux ovalaires à grosses granulations, qui se colorent plus facilement que les noyaux des cellules. Il existe aussi des noyaux dans la partie centrale amincie. Van Bambeke pense que cette couche provient du germe et que les noyaux qui s'y trouvent dérivent peut-être du premier noyau de segmentation; « les cellules, dont ils constituent les centres, résultent aussi du processus de segmentation, se faisant ici avec plus de lenteur que dans le germe proprement dit. » Suivant lui, la couche intermédiaire se constitue aux dépens de la couche protoplasmique qui entoure le vitellus de l'œuf arrivé à maturité, et il ajoute que « lorsque la couche intermédiaire existe, le manteau protoplasmique a positivement disparu autour du globe vitellin. »

Weil (195) et Oellacher n'admettent pas de couche intermédiaire dans l'œuf de la Truite. Cependant Oellacher a bien vu et figuré une couche renfermant des cellules au-dessous du germe, mais seulement à un stade déjà avancé, lorsque le blastoderme s'est étalé et soulevé au-dessus du vitellus; suivant lui, il se détacherait alors du toit de la cavité sous-germinative des cellules qui pénétreraient dans le vitellus et s'y multiplieraient, mais ne joueraient aucun rôle. Oellacher regarde le germe comme étant en continuité avec la membrane vitelline (couche corticale); celle-ci se composerait de deux couches, l'une superficielle, dépourvue de graisse, l'autre profonde, chargée de gouttelettes huileuses; le germe serait compris entre ces deux couches, il a vu quelquefois au-dessous du germe une couche mince grossièrement granuleuse, et ressemblant au protoplasma germinatif.

Klein (94) a bien étudié la constitution de la couche intermédiaire chez la Truite et lui a donné le nom de *parablaste* par opposition à l'*archiblaste* qui, pour lui, constitue le germe; mais il a reconnu que le parablaste et le germe sont en continuité. Il a décrit avec soin les noyaux qui se forment dans cette couche

et il admet que des cellules prennent naissance dans le parablaste pour venir s'ajouter au germe segmenté. Klein assimile l'œuf des Poissons osseux à une cellule grasseuse : le parablaste représente le manteau protoplasmique de la cellule ; le vitellus est le globule grasseux.

His (82) donne au parablaste le nom de *rempart germinatif* (Keimwall) ; les noyaux qu'il renferme préexisteraient à la fécondation et viendraient des leucocytes qui ont pénétré dans l'œuf ovarien.

Hæckel (63) semble avoir méconnu complètement le parablaste dans les œufs transparents qu'il a examinés. Gœtte (58) et Calberla (31) ont, au contraire, constaté l'existence d'une zone nucléée au-dessous du germe de Poissons osseux.

Ed. Van Beneden (19) a décrit une couche intermédiaire dans l'œuf d'un Poisson marin indéterminé de la famille des Gadides. Dans cette couche apparaissent par voie endogène des noyaux entourés de stries rayonnantes et qui deviennent les centres de formation de cellules, qui s'ajoutent à celles du germe segmenté.

Hoffmann (89) a retrouvé le parablaste dans tous les œufs de Poissons marins qu'il a examinés, et il a pu dans ces œufs découvrir l'origine du premier noyau du parablaste. Après la formation du premier noyau de segmentation, résultant, comme on sait, de la fusion du noyau spermatique avec le pronucleus femelle, ce noyau se divise en deux, perpendiculairement à la surface du germe ; l'une des moitiés reste dans le germe et devient l'origine des noyaux des sphères de segmentation, l'autre moitié émigre dans le parablaste et donne naissance aux nombreux noyaux qu'on observe dans cette couche. Suivant Hoffmann, à chaque bipartition successive du noyau du germe, correspond une semblable bipartition du noyau du parablaste ; de telle sorte, que, au moins au début du développement, il y aurait autant de noyaux dans le parablaste qu'il y en a dans le germe. Les noyaux parablastiques se multiplient comme ceux du germe par division indirecte, en présentant les phases que j'ai exposées plus haut.

Ziegler (200) a constaté aussi récemment l'existence du parablaste dans l'œuf des Salmonides et dans ceux du *Rhodeus amarus* et du Syngnathe. Enfin, Kingsley et Conn (93), Ryder

(154), Agassiz et Whitman (1), etc., l'ont décrit dans plusieurs espèces marines. Ryder donne à cette couche le nom d'*hypoblaste vitellin* (Yelk-Hypoblast). Agassiz et Whitman celui de *pérblasté*. Le terme de parablaste ayant été adopté par la plupart des auteurs, c'est le nom que je conserverai à cette couche importante.

L'œuf des Salmonides est favorable pour l'étude du développement du parablaste, cette couche ne devenant bien apparente qu'à un stade avancé de la segmentation. Dans un œuf non segmenté et pendant les premiers stades du fractionnement, le germe repose directement sur le vitellus, dont il est séparé, ainsi que je l'ai déjà dit, par une ligne très nette. Sur des œufs durcis par l'acide chromique, on peut facilement enlever le germe au moyen d'une aiguille, en exerçant une légère pression au-dessous de lui; il se détache alors avec une petite zone circulaire de la couche corticale. Il en est de même dans les œufs traités par l'acide osmique ou le liquide picro-acétique; en ouvrant l'œuf dans l'eau acidulée, la masse vitelline restée fluide se dissout et le germe se détache entouré d'une zone présentant une consistance plus grande que le reste de la couche corticale. (Planches, fig. 64.)

Des coupes pratiquées sur des germes ainsi détachés et colorés montrent que les bords du disque germinatif se continuent avec une zone protoplasmique, finement granuleuse, ayant le même aspect que le germe et présentant sous l'influence des réactifs la même coloration que lui. Cette zone est à la surface du vitellus et n'existe qu'à la périphérie du germe où elle présente son maximum d'épaisseur; elle va en s'aminçissant pour devenir à peu près invisible à une distance qui correspond au quart environ du diamètre du germe. Cette zone, qui est formée en somme par une expansion du protoplasma germinatif, est l'origine du parablaste; je la désignerai sous le nom de *zone périphérique*; elle se continue avec la couche corticale enveloppant le vitellus. Elle ne diffère de cette dernière que par son épaisseur plus grande, et la consistance qu'elle prend sous l'influence des réactifs coagulants.

Pendant les premiers stades de la segmentation, lorsque les cellules profondes sont encore volumineuses, la zone périphérique ne subit aucune modification; elle reste en continuité

avec le germe. Dès que les cellules profondes commencent à se délimiter nettement les unes des autres, la zone périphérique se sépare aussi du germe. C'est à ce moment qu'apparaissent dans cette zone des noyaux semblables à ceux des cellules de segmentation. Ces noyaux, d'abord rares et très rapprochés de la périphérie du germe, sont souvent entourés d'un aster. Bientôt on les voit se multiplier par division indirecte en présentant toutes les phases qui s'observent dans les cellules provenant de la segmentation du germe ; presque tous ces noyaux présentent simultanément les mêmes phases de la division. C'est vers la fin du troisième jour et le commencement du quatrième, que le phénomène est le plus visible. A ce moment, la zone périphérique pénètre au-dessous du germe et s'étend, comme l'a très bien vu Van Bambeke (11), de la périphérie vers le centre ; elle finit par former au-dessous du germe une couche continue qui constitue le parablaste.

Le parablaste, une fois différencié, est donc une couche protoplasmique plurinucléée, ayant la forme d'une sorte de cratère à bords très nets dans lequel est enchâssé le germe segmenté. En dehors de celui-ci, il continue à s'étendre sur le vitellus jusqu'à une certaine distance, comme le faisait la zone périphérique. Du côté du vitellus, le parablaste est mal délimité ; il s'enfonce plus ou moins entre les globules huileux accumulés sous le germe ; il se mélange aux grosses granulations et aux globules albumineux de la couche corticale.

On peut bien apprécier la forme du parablaste en chassant avec le pinceau les cellules du germe sur un œuf durci ; il reste alors une cupule arrondie qu'on peut examiner par transparence, après l'avoir montée dans le baume de Canada. (Planches, fig. 64.)

Le parablaste éprouve vis-à-vis des réactifs colorants les mêmes modifications que le protoplasma du germe. Au fur et à mesure que les noyaux se multiplient, le protoplasma parablastique se colore de moins en moins ; la substance chromatique, d'abord diffuse, se concentre de plus en plus dans les noyaux.

Les premiers noyaux du parablaste ont le même aspect que ceux des cellules de segmentation, et ils conservent cet aspect tant que dure leur multiplication par voie indirecte ; mais ce

mode de division ne dure que peu de temps ; à partir de la fin du quatrième jour, il m'a été impossible de trouver dans le parablaste un seul noyau présentant des figures cytodierétiques. Du reste, à partir de ce moment les noyaux ont changé d'aspect ; ainsi que l'a bien vu Klein (94), ils sont beaucoup plus volumineux que ceux du germe, leur contour est irrégulier, et ils renferment un réseau chromatique très net et à larges mailles. Balfour (8), chez les Plagiostomes, n'a vu aussi des figures cytodierétiques dans le parablaste qu'au début de la segmentation.

Le parablaste, comme nous le verrons bientôt, suit l'extension du germe à la surface du vitellus et finit par occuper une large surface ; il renferme toujours de nombreux noyaux, qui se multiplient alors par division directe, et subissent plus tard, dans certaines régions, d'intéressantes modifications que je décrirai à propos du développement de l'embryon.

L'origine des noyaux du parablaste aux dépens du premier noyau de segmentation, établie par Hoffmann pour les œufs de certains Poissons marins, est tout à fait inadmissible pour la Truite, puisqu'il n'existe pas trace de parablaste au-dessous du germe, pendant les premiers stades de la segmentation. On serait donc tenté d'admettre, comme l'ont fait les premiers observateurs, entre autres Kupffer (104), Klein (94), Van Beneden (19), que les premiers noyaux du parablaste apparaissent par formation libre ; mais on sait, d'après tous les travaux récents sur l'origine et la structure des éléments cellulaires, que la formation libre de noyaux ou de cellules est un fait très rare, si toutefois il existe, et les histologistes modernes ont établi d'une façon à peu près certaine que tout noyau provient d'un noyau pré-existant. Il me semble donc plus logique d'admettre que les premiers noyaux parablastiques de la Truite viennent des noyaux du germe. Il est probable que, lorsque la zone périphérique se sépare du germe, des noyaux provenant des cellules de segmentation limitrophes pénètrent dans son intérieur ; il se passe là, à un stade ultérieur, le même phénomène que Hoffmann a observé avant le début de la segmentation. Mais tandis que, chez certains Poissons, le parablaste se sépare de très bonne heure du germe et sur toute son étendue, chez les Salmonides il ne se différencie que plus tard et seulement d'a-

bord à la périphérie. Ce fait ne saurait nous surprendre, puisqu'on observe souvent un phénomène semblable en embryogénie. On sait, en effet, qu'un même organe peut apparaître plus ou moins tardivement chez différents animaux, sans que pour cela l'évolution de l'embryon soit modifiée.

Le parablaste doit donc être considéré comme une portion du germe qui ne prend pas part à la segmentation, et dans laquelle la multiplication des noyaux n'est pas suivie immédiatement de la division de la masse protoplasmique. Je dis immédiatement, parce qu'en effet on voit apparaître, à un moment donné de véritables cellules dans le parablaste.

Kupffer (104) le premier constata que dans l'œuf de l'Épinoche il se forme des cellules autour des noyaux du parablaste, et que ces cellules viennent s'ajouter à celles du germe. Klein (94) a vu aussi des cellules naître dans la couche parablastique, et, d'après lui, elles formeraient l'endoderme. Van Bambeke (11) pense également que l'endoderme provient de cellules formées dans la couche intermédiaire. Ed. Van Beneden (19) admet une formation endogène de cellules dans la couche parablastique ; la striation rayonnée du protoplasma autour des noyaux prouve, d'après lui, la formation de cellules. Du reste, il a vu des cellules engagées dans le parablaste faire saillie dans la cavité germinative. Balfour (8), chez les Plagiostomes, a vu aussi, au-dessous du germe segmenté, dans le vitellus, des noyaux en voie de division ; ces noyaux deviennent des centres de formation de cellules, qui pénètrent dans le germe et entrent plus tard dans la constitution de l'endoderme. Oellacher (123), ainsi que je l'ai déjà dit, tout en reconnaissant l'existence des cellules dans le vitellus sous-jacent au germe, pense que ces cellules proviennent du germe et ne jouent aucun rôle. Hoffmann (89), à l'encontre des auteurs cités précédemment, admet, aussi bien pour les Plagiostomes que pour les Téléostéens, que toutes les cellules du germe dérivent de l'archiblaste et que le parablaste ne participe en rien à leur formation.

Les recherches multipliées que j'ai faites sur l'évolution du parablaste, m'ont conduit aux mêmes conclusions que Kupffer, Ed. Van Beneden et Balfour. C'est sur les œufs d'Épinoche vivants, examinés par transparence, qu'on peut le mieux suivre la genèse des cellules parablastiques. Environ vingt-cinq heures

après la fécondation, lorsque la segmentation est déjà assez avancée, on voit nettement au-dessous du germe, la zone nucléaire de Kupffer. Dans cette zone les noyaux les plus rapprochés du germe sont entourés de lignes claires, radiées, séparées par des lignes formées de grosses granulations protoplasmiques. Autour de quelques-uns de ces systèmes, on voit une ligne de contour très nette, qui correspond à une membrane cellulaire : certains d'entre eux ne présentent la ligne de contour que du côté du germe et sont encore engagés du côté opposé dans la masse protoplasmique, comme l'a très bien décrit Ed. Van Beneden. Si l'on traite l'œuf par l'acide acétique dilué, on voit apparaître immédiatement dans la zone périphérique du parablaste des figures cytodierétiques plongées dans le protoplasma; plus près du germe, les noyaux sont à l'état de repos, mais ils sont entourés d'un aster; c'est autour de ces noyaux que s'organise une membrane cellulaire. Il résulte de cette disposition qu'il n'y a pas de limite nette entre le germe et le parablaste; cette limite est constituée par les cellules en voie de formation qui se détachent du parablaste pour s'ajouter au germe.

La genèse des cellules parablastiques ne paraît pas durer longtemps; dès que le germe commence à s'étaler à la surface du vitellus, que la cavité germinative s'est constituée et que les feuillets blastodermiques se différencient, on ne voit plus de cellules prendre naissance en dehors du germe.

Chez la Truite, il est impossible de suivre directement les phénomènes que je viens de décrire, et c'est seulement sur des coupes qu'on peut voir, comme le montre la figure 63 (Planches), des mamelons, renfermant chacun un noyau entouré d'un aster, faire saillie au niveau du bourrelet parablastique, et proéminer parmi les cellules marginales du disque germinatif. De même que chez l'Épinoche, la formation des cellules parablastiques a une durée très limitée et ne s'observe guère que pendant le stade représenté figure 44 (Planches). Les cellules d'origine parablastique ont un aspect identique à celui des cellules de segmentation; dès qu'elles sont mêlées à celles-ci, on ne peut plus les distinguer. Il me semble donc impossible de déterminer leur destinée ultérieure et de dire si elles prennent part plus spécialement à la formation d'un feuillet em-

bryonnaire. Pour ma part, je suis tout disposé à croire que ces cellules ne jouent aucun rôle spécial dans le développement embryonnaire. Elles sont d'abord peu nombreuses relativement aux cellules archiblastiques, de plus elles sont constituées par la même substance que les éléments du germe, puisque le parablaste n'est qu'une portion du disque germinatif; enfin leur mode de genèse, différent en apparence de celui des cellules embryonnaires, n'est qu'une continuation du processus de segmentation. Les premiers segments se détachent, en effet, du disque germinatif de la même manière que les cellules parablastiques se séparent du parablaste; dans le premier cas, les cellules sont très volumineuses par rapport à la masse parablastique, dans le second cas, elles sont beaucoup plus petites.

Von Kowalewski (103) est arrivé à formuler une manière de voir analogue d'après ses recherches sur différents Poissons. Il a vu que la segmentation peut commencer de bonne heure, lorsque le disque germinatif ne comprend encore qu'une partie du protoplasma de l'œuf; la concentration du protoplasma se continuant longtemps dans le parablaste, celui-ci donne naissance à un grand nombre de cellules qui s'ajoutent au germe. Si la concentration du protoplasma est au contraire terminée au début de la segmentation, très peu de cellules se formeront dans le parablaste.

Depuis la note préliminaire dans laquelle j'avais ces faits (72), Ziegler (200) a observé aussi des saillies du parablaste parmi les cellules profondes du germe; mais il n'a pas constaté l'existence de noyaux dans ces mamelons, et il doute qu'il y ait là formation de cellules. Kingsley et Conn (93) ont figuré des cellules en voie de formation dans le parablaste autour des noyaux dans un œuf de *Merlucius*. G. Brook (27) a observé le même fait chez le *Trachinus vipera*. Plus récemment Agassiz et Whitman (1) ont vu chez le *Ctenolabrus*, les noyaux du parablaste provenir, ainsi que je l'ai indiqué pour la Truite, des cellules de la périphérie du germe. Von Kowalewsky (103) a fait la même observation sur le *Carassius auratus*. Wenckebach (197) fait dériver aussi du germe les noyaux du parablaste, mais ils peuvent avoir pour origine, aussi bien les noyaux des cellules périphériques du germe que ceux des cel-

lules qui tombent du toit de la cavité germinative. Enfin List (116) a constaté également chez le *Crenilabus pavo* que ces noyaux avaient pour origine les noyaux des cellules marginales du germe.

Il est intéressant de rapprocher les phénomènes qui s'observent dans le parablaste de ceux qui se passent dans le sac embryonnaire des végétaux. On sait que chez les Angiospermes, après la formation de l'oosphère, des vésicules synergiques et des vésicules antipodes, et lorsque l'oosphère est fécondée, le noyau définitif du sac embryonnaire se multiplie par division indirecte et donne ainsi naissance à un grand nombre de noyaux contenus dans la couche protoplasmique, qui revêt la face interne du sac. Plus tard seulement ces noyaux deviennent des centres de formation des cellules; il apparaît entre eux des filaments connectifs sur le milieu desquels se forment des plaques cellulaires et des cloisons cellulodiques, qui délimitent les cloisons du futur albumen. Dans le revêtement pariétal du sac embryonnaire de certaines Légumineuses, d'*Orobis* et de *Pisum*, et dans le suspenseur des embryons de ces mêmes plantes, Guignard (62) et Strasburger (185) ont vu que ces noyaux, qui s'étaient multipliés par division indirecte, subissent une fragmentation ou une division directe, sans devenir des centres de formation de cellules. La même succession de faits s'observe dans le parablaste. Les noyaux s'y multiplient d'abord par division indirecte, puis autour de certains d'entre eux se différencient des cellules, enfin plus tard les autres noyaux subissent seulement des divisions directes ou des fragmentations, comme nous le verrons, à un certain stade du développement de l'embryon. Ce fait est important au point de vue de la biologie cellulaire; il prouve, en effet, que chez les animaux comme chez les végétaux, la division du noyau et celle de la cellule sont deux phénomènes qui, bien que généralement intimement liés l'un à l'autre, sont néanmoins indépendants.

Lorsque le parablaste est constitué au-dessus du germe, et autour de lui, il continue à s'étendre en même temps que le blastoderme et finit par recouvrir entièrement le vitellus; j'indiquerai plus loin les transformations qu'il subit et le rôle qu'il joue pendant le développement de l'embryon.

Cavité germinative. — J'ai laissé le germe au moment où

il est constitué par un amas de cellules nombreuses, semblables entre elles, excepté à la surface où elles forment une couche déjà nettement différenciée. La forme que présente alors le disque germinatif, lorsqu'on l'observe sur une section médiane, présente des variations. Le plus souvent le germe fait saillie au-dessus du vitellus sur lequel il repose par une base à peu près plane; d'autres fois, au contraire, il est situé dans une sorte de cuvette creusée dans le vitellus, de telle sorte que sa face profonde est convexe et sa surface libre presque plane. C'est sous cet aspect que certains auteurs, entre autres Ziegler (200), ont représenté en coupe ce stade de la segmentation chez les Salmonides. Cette disposition n'est pas normale, on ne l'observe jamais sur les œufs transparents dont on peut suivre le développement à l'état vivant; elle est due à une compression exercée sur le vitellus par la capsule lors du durcissement, compression qui a pour effet de déformer le germe et de le faire pénétrer dans le vitellus.

Vers la fin du troisième jour après la fécondation, le germe commence à s'étendre sur la masse vitelline. Jusque-là son plus grand diamètre, mesuré sur des œufs durcis par l'acide chromique, était depuis le commencement de la segmentation d'environ $1^{\text{mm}},2$ à $1^{\text{mm}},5$. Au quatrième jour, le germe mesure $1^{\text{mm}},9$; au cinquième, 2^{mm} , au sixième, $2^{\text{mm}},7$, au septième, 3^{mm} . En même temps que sa surface augmente, son épaisseur diminue. Avant d'aborder la description des transformations que subit alors le germe, je dois dire quelques mots d'une question sur laquelle les embryogénistes sont loin d'être d'accord.

Lorsque le parablaste s'est étendu au-dessous du germe de manière à former sous lui une couche continue, on voit la face profonde du disque germinatif se soulever au-dessus du vitellus; le soulèvement commence à une petite distance des bords, ceux-ci et le centre du germe continuant à reposer sur le parablaste; il en résulte un espace circulaire vide de cellules qui occupe toute la périphérie du germe. Bientôt le centre du germe s'amincit, probablement par migration de cellules vers le bord, et se soulève au-dessus du vitellus; il existe alors entre le vitellus et le germe un espace vide qui est le commencement de la *cavité germinative*.

Cette cavité a été vue chez les Poissons par la plupart des auteurs, Stricker (186), Rieneck (147), Weil (195), Oellacher (123), Klein (94), Owsjannikow (124), Van Bambeke (11), Van Beneden (195), His (83), Hoffmann (89), Ziegler (200), etc., mais quelques-uns d'entre eux ont admis en outre dans l'épaisseur du germe une autre cavité qui correspondrait à la cavité de segmentation des Amphibiens, des Ganoïdes, des Plagiotomes et des Cyclostomes. C'est ainsi que Lereboullet (111-112), décrit le germe du Brochet, de la Perche, et de la Truite comme une vésicule creuse, et il pense que le fait est général pour les Poissons. Kupffer (104), a vu quelquefois une cavité dans le germe coagulé du *Gobius minutus*, mais il s'est demandé si ce n'était pas là le résultat des réactifs. Van Bambeke (11) a observé, chez le Gardon, vers la fin de la segmentation, dans l'épaisseur du germe, une cavité qui, sur des coupes, présentait la forme d'un croissant à courbures sensiblement parallèles à celles du germe, et à parois irrégulières. Il a trouvé constamment cette cavité de segmentation et la considère comme normale.

Depuis Lereboullet, le seul observateur qui ait décrit une cavité de segmentation, chez les Salmonides, est Ziegler (200). Dans un germe de Saumon mesurant 1^{mm},5 de diamètre, il a trouvé une cavité de 0^{mm},5 de diamètre et de 0^{mm},2 de hauteur; elle était située excentriquement et son toit était formé par un petit nombre de couches de cellules, tandis que son plancher était beaucoup plus épais. Ziegler décrit aussi une cavité de segmentation dans le germe de la Truite, du *Rhodeus amarus* et du Syngnathe. Plus tard cette cavité s'élargit vers le vitellus et les cellules qui formaient son plancher s'écartent, de sorte que la cavité de segmentation repose alors sur le vitellus et devient cavité germinative.

J'ai cherché l'existence d'une cavité de segmentation sur un grand nombre de coupes de germes de Truite à différents stades. Je n'ai vu qu'une seule fois, sur un œuf durci par l'acide chromique, une cavité répondant à peu près, par sa forme et par sa situation, à celle qui a été décrite par Van Bambeke et par Ziegler. Sur tous les autres germes que j'ai examinés, il n'y avait pas trace de cavité interne. Mais à un stade peut avancé de la segmentation, tel que celui représenté figure 63 (Planches), j'ai

trouvé quelquefois un espace irrégulier, vide de cellules, qu'on pourrait considérer comme une cavité de segmentation. Son existence étant loin d'être constante, je crois pouvoir dire avec la majorité des auteurs, qu'il n'y a pas de cavité de segmentation chez la Truite. Il est possible qu'il en existe une chez d'autres poissons, chez le Gardon, le *Rhodeus amarus*, le Syngnathe etc., mais l'absence ou la présence de cette cavité ne me paraissent pas avoir une grande importance, ainsi que je le démontrerai lorsque je comparerai le développement des Téléostéens à celui des autres Vertébrés.

Si l'existence d'une cavité de segmentation est encore douteuse chez les Poissons osseux, celle d'une cavité germinative, c'est-à-dire d'une cavité située au-dessous du germe, est admise par tous les embryogénistes. Certains auteurs cependant ont confondu les deux cavités; ainsi Stricker, Klein et Hoffmann appellent cavité de segmentation, la cavité placée sous le germe.

La formation complète de la cavité germinative coïncide avec le commencement du développement de l'embryon. On peut, en effet, faire remonter à ce stade l'apparition des premiers feuillets embryonnaires. Quand le germe segmenté s'est étalé à la surface du vitellus, et que la cavité germinative occupe toute la portion centrale, le toit de la cavité est formé par cinq à six couches de cellules situées au-dessous de la couche superficielle, qu'on peut appeler *couche enveloppante* ou, avec Oellacher, *couche cornée*. Ainsi que je l'ai déjà dit, les bords du disque germinatif reposent sur le vitellus, ou du moins sur le parablaste; ces bords constituent le *bourrelet germinatif* qui se distingue très bien sur des germes vus en surface et montés dans le baume du Canada, où il paraît plus opaque que le germe. Ce bourrelet est formé par une masse cellulaire qui, de très bonne heure, est plus épaisse et plus large d'un côté du germe que de l'autre. Il en résulte que le centre de la cavité germinative ne correspond pas à celui du germe.

La partie épaissie du bourrelet germinatif est celle sur laquelle va se développer l'embryon. Elle est déjà très nette sur des germes mesurant 2^{mm},8 de diamètre à la fin du sixième jour. Une coupe diamétrale du germe, faite perpendiculairement à la partie épaissie du bourrelet, montre qu'en ce dernier point les cellules profondes du germe s'avancent dans la cavité germi-

native d'une manière irrégulière (Planches, fig. 89). Un assez grand nombre de ces cellules se séparent du bourrelet et sont disséminées sur le plancher de la cavité. Pour employer une comparaison qui rend bien l'aspect du germe à ce stade, vu sur une coupe, on peut dire que le disque germinatif représente une voûte très surbaissée, dont les piliers se seraient en partie écroulés et dont les pierres formeraient un talus à la base des piliers. Des pierres de ce talus auraient roulé sur le plancher de la voûte jusqu'à une certaine distance. Cette image correspond du reste à peu près à ce qui se passe dans le bourrelet à ce moment ; mais comme ce processus correspond à la formation des feuillets embryonnaires, j'exposerai brièvement, avant de donner les résultats de mes recherches à ce sujet, les principales opinions qui ont été émises par les auteurs sur cette question, la plus controversée de l'embryogénie des Poissons osseux.

VI. — FORMATION DES FEUILLETS BLASTODERMiques.

A l'exemple de Gœtte (58) et de Van Bambeke (11), qui a fait un très bon historique de la question, on peut diviser en plusieurs groupes les opinions des embryologistes relativement à l'origine des feuillets embryonnaires des Poissons.

On peut d'abord établir deux grands groupes : dans le premier se rangent tous les auteurs qui font provenir du germe segmenté les trois feuillets du blastoderme ; dans le second groupe, ceux qui n'en font provenir que deux, le troisième feuillet dérivant du parablaste. Chacun de ces groupes admet des subdivisions qui comportent les différentes opinions émises sur le mode de formation de chaque feuillet.

I. — Les premiers auteurs qui ont abordé l'embryologie des Poissons osseux, Rathke (135) et von Baer (4), n'ont étudié les œufs qu'à l'aide de méthodes tout à fait imparfaites, et malgré cela ils sont arrivés à des résultats qui concordent à peu près entièrement avec ceux des auteurs les plus récents. Les deux célèbres embryologistes admettaient que le blastoderme se partage d'abord en deux feuillets, l'un superficiel, ou feuillet séreux (ectoderme), l'autre profond, feuillet muqueux (endoderme) ; de ce dernier se sépare plus tard le feuillet moyen ou vasculaire (mésoderme).

C'est à cette opinion que se sont rangés plusieurs observateurs. Stricker; Rieneck, Oellacher, His et Hoffmann font, en effet, dériver les trois feuilletts du germe. Après la différenciation de la couche superficielle, membrane enveloppante, la masse du germe se sépare en trois couches qui sont les trois feuilletts; ces auteurs diffèrent cependant entre eux sur des points secondaires. Ainsi Stricker, Rieneck et Weil admettent que des cellules tombent de la voûte de la cavité germinative sur le plancher et émigrent ensuite vers le bourrelet périphérique. Oellacher pense au contraire que ces cellules pénètrent dans le vitellus, s'y multiplient et forment les noyaux du parablaste; j'ai déjà démontré l'erreur d'Oellacher à ce sujet.

D'autres embryologistes, qui font provenir également les feuilletts blastodermiques du germe segmenté, assignent à la formation de ces feuilletts un mode différent de la simple différenciation admise par les auteurs cités précédemment. Gœtte (60), le premier, observa qu'après la formation de la couche superficielle (*Deckschicht*), la couche fondamentale du germe (*Grundschicht*) ou couche blastodermique primitive (*primitive Keimschicht*), se recourbe sur ses bords dans l'intérieur de la cavité germinative et donne naissance à une couche blastodermique secondaire (*secundäre Keimschicht*). La partie non réfléchie de la couche blastodermique primitive constitue l'ectoderme; la partie infléchie se sépare plus tard en deux autres couches, dont l'une est le mésoderme et l'autre l'endoderme.

Telle est aussi l'opinion d'Hæckel (63). Pour lui, l'endoderme résulte d'une invagination des bords du disque germinatif; quant au mésoderme, il aurait une double origine; il viendrait en partie par délimination de l'ectoderme et en partie par la migration de cellules amiboïdes de l'endoderme.

Dans une note présentée à la Société philomatique, en 1880, je faisais connaître le résultat de mes recherches sur le développement des feuilletts blastodermiques chez les Poissons osseux, et je me rangeais complètement à l'opinion de Gœtte (69).

Depuis lors, deux auteurs américains, Kingsley et Conn (93), ont vu aussi la réflexion du disque germinatif pour donner naissance à l'endoderme, dans des œufs de Poissons marins (*Ctenolabrus*, *Merlucius*); mais, contrairement à ce que j'avais avancé, ils admettent que la couche superficielle (membrane

enveloppante) prend seule part à la réflexion. Ziegler (200) a reconnu récemment la réflexion des bords du germe chez le Saumon, la Truite et le *Rhodeus amarus*. Goronowitsch (57) admet également la réflexion de l'ectoderme, sans participation de la couche enveloppante.

II. — Les embryologistes du second groupe, ceux qui font dériver le feuillet interne du parablaste, sont moins nombreux que ceux qui font provenir tous les feuillets du germe segmenté : ce sont Vogt (191), Lereboullet (111), Kupffer (104), Owsjannikow (124), Klein (94), Van Bambeke (11), Ed. Van Beneden (19), Agassiz et Whitman (1), et Brook (27).

Vogt qui, dans son travail sur l'embryologie des Salmones, n'attachait pas une grande importance à la distinction des différents feuillets, est peu explicite sur l'origine de ces feuillets ; parlant des cellules qui forment l'intestin, il se demande si elles sont baignées par le liquide vitellaire ou si elles en sont séparées par une membrane. Lereboullet est beaucoup plus affirmatif et admet que le feuillet muqueux n'a dans l'origine aucune connexion avec le blastoderme. Kupffer rapproche la zone nucléaire (parablaste), qu'il a observée chez l'Épinoche, du feuillet muqueux de Lereboullet, mais il ne se prononce cependant pas catégoriquement sur l'origine véritable, ni sur l'époque d'apparition de l'endoderme. Owsjannikow admet que des cellules sortent du parablaste et viennent se disposer entre le germe et le vitellus en une rangée régulière qui semble constituer un feuillet spécial, sur la nature duquel il ne se prononce pas. Van Bambeke est plus précis dans ses conclusions ; pour lui, il apparaît d'abord deux feuillets blastodermiques primaires ou fondamentaux : le feuillet primaire externe (ectoderme) et le feuillet* primaire interne (endoderme). Le premier se différencie de bonne heure en une couche cellulaire simple (lamelle enveloppante), puis plus tard en feuillet sensoriel et en mésoderme. Le feuillet interne vient du parablaste et peut-être concourt-il à former la lamelle vasculaire de von Baer. Klein assigne aussi à l'endoderme une origine parablastique, tandis que les deux autres feuillets sont archiblastiques.

Pour Ed. Van Beneden, le germe donne naissance à la membrane enveloppante et au feuillet ectodermique destiné à se subdiviser ultérieurement en un feuillet sensoriel et en un

feuillet moyen externe. Le parablaste produit le feuillet endodermique destiné à former plus tard le feuillet moyen interne, qui fournira les éléments du sang, les vaisseaux et le tissu conjonctif, et à donner naissance à l'épithélium du tube digestif.

Dans un premier travail paru en 1884, Brook (25), d'après ses observations sur le *Trachinus vipera*, se rangeait à ma manière de voir, quant à l'origine de l'endoderme. Mais il admettait aussi que le parablaste pouvait prendre part à la formation du tube digestif. « My observations, dit-il, appear to confirm those of Henneguy, that the invagination observed in optic section in the living egg is an inward folding of the lower layer cells of the epiblast, and that afterwards the alimentary tract is built up from this layer, together with material derived from the intermediary layer (parablaste). This point cannot, however, be settled definitely, without a careful examination of sections of this stage. » Plus récemment Brook (26), après avoir étudié le développement du *Motella mustela* et pratiqué des coupes d'œufs de *Trachinus vipera*, est revenu sur sa première opinion. Pour lui, il se forme, tout autour du germe, des cellules dans le parablaste; ces cellules, plus grosses que les cellules de segmentation, viennent se placer au-dessous de l'ectoderme, pour constituer l'endoderme : « The hypoblast is not derived from the archiblast at all, but from the periblast and the yolk by a proces of segregation. »

Enfin je citerai l'opinion de Balfour (9), qui admet que, dans les œufs des petits Téléostéens, l'endoderme provient entièrement du parablaste, tandis que chez les Salmonides ce feuillet, de même que chez les Plagiostomes, ne serait formé que partiellement par des cellules dérivant du parablaste. Du reste Balfour n'a pas fait de recherches suivies sur ce sujet. *

Mes propres observations ont porté sur la Truite, la Perche et l'Épinoche; chez ces deux derniers Poissons, on peut suivre la réflexion du disque germinatif sur l'œuf vivant et sans l'aide d'aucun réactif; chez la Truite ce n'est que sur des coupes que le phénomène peut être observé.

Les germes de Truite traités par l'acide osmique, puis par la liqueur de Müller et l'alcool, ou par le liquide picro-acétique, sont les plus favorables pour l'étude de la réflexion du blastoderme. Sur les germes durcis par l'acide chromique, la réflexion

est beaucoup plus difficile à apercevoir, ce qui explique qu'elle ait été méconnue par la plupart des auteurs qui ont abordé l'embryogénie des Salmonides, car ils ont généralement employé l'acide chromique.

Une coupe pratiquée à travers un germe traité par l'acide osmique, vers le sixième jour de l'incubation, montre nettement les différentes couches qui constituent le disque germinatif. La couche superficielle, couche enveloppante, formée par une seule rangée de cellules cylindriques, en palissade, s'étend sur toute la surface du germe et s'arrête brusquement au niveau du bourrelet parablastique ; c'est ainsi que la représentent la plupart des auteurs. Au-dessous de cette couche se trouve le toit de la cavité germinative, qui, dans la région médiane, est encore formé par un petit nombre de rangées de cellules. Cette seconde couche, que je désignerai dorénavant sous le nom d'*ectoderme*, est plus épaisse sur ses bords au niveau du bourrelet germinatif. En ce point se trouve une troisième couche, en continuité sur le bord avec l'*ectoderme*, mais séparée de lui un peu plus loin par une fente très nette qui communique avec la cavité germinative. Le bord du disque germinatif est arrondi et il est facile de constater en cet endroit la continuité entre l'*ectoderme* et la couche inférieure, que je désignerai sous le nom d'*endo-derme primaire*. La couche enveloppante, le bourrelet parablastique et le bourrelet germinatif circonscrivent un espace triangulaire qui fait le tour du germe. Cette sorte de canal ne se voit bien que sur les germes traités par l'acide osmique ; ce réactif ratatine en effet les cellules, dessine et exagère les cavités ; normalement le bourrelet germinatif remplit à peu près le canal dont je viens de parler. Les cellules marginales de la couche enveloppante sont plus développées que celles qui constituent le reste de la couche. Souvent elles donnent naissance à des cellules qui font saillie dans le canal périgerminatif et tendent à le combler. Ces cellules, peu nombreuses chez la Truite, ont été bien vues par von Kowalewski chez un *Gobius*, et il leur attribue un rôle important pour la formation de la vésicule de Kupffer. Je n'ai pu constater leur existence chez la Truite qu'au moment de la réflexion de l'*ectoderme*, et il m'a été impossible de suivre leur évolution ultérieure. Je crois que leur présence indique seulement un point d'accrois-

sement de la couche enveloppante, qui suit l'extension du blastoderme à la surface de l'œuf. Dans les pièces durcies par l'acide chromique, le canal disparaît parce que les cellules sont gonflées; il en est de même de la fente qui sépare l'ectoderme de sa portion réfléchie; cette fente est alors remplacée par une simple ligne, comme Oellacher l'a très bien représenté Planche I, fig. 4 et 5. Les germes traités par le liquide picro-acétique me paraissent se rapprocher le plus de l'état naturel; ils montrent le canal à peine marqué, mais suffisamment cependant pour qu'on saisisse très bien la courbure du bord du disque germinatif. Quant à la fente, elle est aussi seulement indiquée et sépare nettement les deux premiers feuillets blastodermiques. La fente de séparation s'élargit vers l'intérieur de la cavité germinative; là, l'endoderme primaire n'est pas nettement délimité; il est constitué par des cellules irrégulièrement disposées, dont les plus internes sont isolées et reposent sur le plancher de la cavité germinative. La partie externe de l'endoderme primaire fait suite immédiatement à l'ectoderme; au niveau de la réflexion, on trouve souvent en abondance des cellules en voie de division; ce fait prouve qu'il se produit en ce point une multiplication cellulaire très active. Au contraire, dans le parablaste sous-jacent au bourrelet germinatif, on ne voit aucun indice de formation cellulaire; les noyaux conservent leur aspect caractéristique, et le protoplasma n'est le siège d'aucun aster indiquant une organisation de cellules, comme cela s'observe à un certain stade de la segmentation. (Planches, fig. 89.)

La partie invaginée de l'ectoderme s'étend beaucoup plus loin dans la cavité germinative du côté où se formera l'embryon que du côté opposé.

Les œufs de Perche et d'Épinoche, placés sur le côté, sous le champ du microscope, et légèrement comprimés, montrent facilement, à l'état frais, les faits que je viens de décrire chez la Truite. On peut constater sur eux l'existence réelle du canal circumgerminatif et celle de la fente qui se trouve entre l'ectoderme et sa partie réfléchie. (Planches, fig. 88.)

On doit se demander par quel mécanisme se fait la réflexion de l'ectoderme pour former l'endoderme primaire. L'extension du germe à la surface du vitellus et la formation de la cavité

germinative ne peuvent s'expliquer que par un déplacement des éléments constitutifs du germe : c'est-à-dire des cellules embryonnaires. Ce déplacement est produit, selon toute vraisemblance, par un mouvement amiboïde des cellules qui émigrent du centre vers la périphérie, et de la profondeur vers les parties supérieures et latérales du germe. Il n'est pas possible d'observer directement les changements de forme des cellules chez la Truite; peut-être pourrait-on les apercevoir dans les œufs très transparents et à développement rapide de certains Téléostéens; je n'ai rien vu de semblable dans les œufs de la Perche et de l'Épinoche, où le développement se fait trop lentement.

Un autre facteur important intervient dans l'extension du germe; c'est la multiplication cellulaire. Cette multiplication se faisant principalement dans les parties marginales du disque, on comprend que ces parties s'épaississent. A un certain moment, la migration des éléments se ralentit, tandis que la prolifération augmente dans le bourrelet germinatif. Il en résulte que les éléments nouvellement formés sont repoussés vers la cavité germinative et qu'il se produit ainsi une réflexion du blastoderme. Cette invagination me paraît être plutôt due à une prolifération cellulaire qu'à un véritable repliement de la couche ectodermique; mais, quel que soit le mécanisme de ce processus, le résultat est le même : la couche endodermique primaire est formée aux dépens des cellules ectodermiques. Tel est du moins le cas des œufs que j'ai étudiés, c'est-à-dire ceux de la Truite, de la Perche et de l'Épinoche.

L'accroissement de la couche enveloppante ne se fait que par multiplication des cellules, et, dès qu'elle est différenciée, je ne crois pas que de nouveaux éléments viennent s'y ajouter.

Lorsque la réflexion de l'ectoderme s'est produite au niveau du bourrelet germinatif, le blastoderme continue à s'étendre sur le vitellus. La migration des éléments cellulaires continue à se faire du centre vers la périphérie, mais d'une manière inégale, c'est-à-dire qu'elle se fait plus activement vers la région embryonnaire que du côté opposé. Le toit de la cavité germinative s'amincit de plus en plus et finit par être réduit à une seule couche de cellules, recouverte toujours par la couche enveloppante, dont les cellules sont devenues alors pavimenteuses.

L'ectoderme s'épaissit au niveau de l'écusson embryonnaire, et l'endoderme primaire s'étend de plus en plus au-dessous de lui, dans la cavité germinative. Ce dernier feuillet s'épaissit également dans sa portion initiale. Sur le reste du bourrelet germinatif les deux feuillets restent au contraire assez minces, formés seulement de deux ou trois couches de cellules, et l'endoderme ne s'étend que peu dans la cavité germinative.

La cavité germinative, en s'agrandissant par suite de l'extension du germe sur le vitellus, diminue de hauteur, de telle sorte que son toit est presque en contact avec le parablaste, dont il est cependant séparé par une petite quantité de liquide.

L'extension du parablaste suit celle du germe; cette couche présente son maximum d'épaisseur au-dessous de l'écusson embryonnaire; c'est aussi en ce point que les noyaux qu'elle renferme sont les plus nombreux.

Le mésoderme ne commençant à apparaître qu'assez tardivement, lorsque l'embryon est déjà différencié à la surface du blastoderme, je ne m'occuperai du développement de ce feuillet qu'à propos de l'évolution de l'embryon.

V. — FORMES EXTÉRIEURES DE L'EMBRYON

Les formes extérieures de l'embryon des Salmonides ont été très bien étudiées par plusieurs auteurs, entre autres par Oellacher (123), His (85), Kupffer (106) et Goronowitsch (57).

Oellacher a établi, pour la Truite, un certain nombre de stades du développement de l'embryon auxquels il a donné des noms particuliers et qui correspondent à certains jours de l'incubation. Malheureusement la durée de l'incubation étant très variable, ainsi que je l'ai déjà dit, il est impossible de rapporter chacun des types d'Oellacher à un nombre constant de jours depuis le moment de la fécondation. Dans la description des coupes sur lesquelles j'ai étudié le développement de la Truite, je désignerai les embryons d'après les stades établis par Oellacher, stades dont j'ai pu vérifier l'exactitude. Mais, pour simplifier les appellations d'Oellacher et aussi pour multiplier les stades du développement embryonnaire, je désignerai, comme Balfour (8) l'a fait dans sa belle monographie de l'embryologie

des Élasmobranchés, chaque stade par une lettre de l'alphabet. Ces stades représentés figures 7 à 14 et figures 47 à 59 (Planches), ont été dessinés à la chambre claire d'après des pièces durcies par l'acide chromique.

STADE A. (Planches, fig. 13 et fig. 47.) — Nous avons laissé le germe segmenté au moment où les bords du blastodisque s'infléchissent dans la cavité sous-germinative pour constituer le feuillet interne primaire. La première apparition de l'embryon consiste dans un épaississement du bourrelet marginal, en un point de son bord interne; à ce niveau, le bourrelet est plus large que dans le reste de son étendue. Cette portion élargie est mal délimitée et comprend à peu près le quart de la circonférence du germe. Ce stade correspond au *rudiment embryonnaire primitif* (primitive Embryonalanlage) d'Oellacher.

STADE B. (Planches, fig. 14 et fig. 48.) — La partie renflée du bourrelet blastodermique est devenue plus apparente; elle est nettement arrondie dans sa portion médiane et forme une saillie, beaucoup plus marquée qu'au stade précédent, vers la partie centrale du blastoderme. Sur la plupart des œufs, elle se présente comme une masse homogène mal délimitée, aussi bien sur ses parties latérales, qui se continuent avec le bourrelet blastodermique, qu'à sa partie antérieure, c'est-à-dire dans sa portion opposée au bourrelet. Sur certains œufs, la première ébauche de l'embryon paraît formée de deux masses accolées au bourrelet blastodermique et séparées l'une de l'autre par une légère dépression, plus marquée et plus large en avant qu'en arrière. Cet état correspond, je crois, à un stade un peu plus avancé du développement, et montre le début de l'apparition du sillon médullaire qui devient très visible au stade suivant. Dans l'axe de la dépression, qui est l'axe longitudinal du futur embryon, commence à se former, sur le bord externe du disque blastodermique, une petite saillie qui est le *bourgeon caudal* d'Oellacher, ou le *bourgeon marginal* de His, le *bourgeon final* de Kupffer, la *proéminence caudale* de Balfour (Planches, fig. 48, *bc*). Je lui conserverai le nom de *bourgeon caudal* parce que c'est le plus ancien, bien que ce terme soit impropre, car ce bourgeon ne constitue par la queue de l'embryon.

Oellacher a désigné ce stade sous le nom d'*écusson embryonnaire arrondi* (runde Embryonalschild).

STADE C. (Planches, fig. 45 et fig. 49 et 50.) — L'écusson embryonnaire est plus apparent et mieux délimité : il présente une partie légèrement rétrécie à son point d'insertion sur le bourrelet blastodermique ; sa forme est à peu près ovale. De son extrémité antérieure partent deux bandes plus claires qui le rattachent au bord interne du bourrelet marginal. La petite saillie du bord externe du bourrelet blastodermique, située dans l'axe de l'embryon, est plus accentuée et représente alors un véritable petit bourgeon (Planches, fig. 49, *bc*).

La partie axiale de l'embryon est occupée par une dépression en forme de V, dont la pointe est en avant du bourgeon caudal, et dont l'ouverture correspond à l'extrémité antérieure de l'embryon. Cette dépression est la première ébauche de la gouttière médullaire ; elle est limitée des deux côtés par deux bourrelets saillants qui forment les branches du V. Cette disposition est constante, mais plus ou moins nette suivant les embryons. Quelquefois, le sillon est à peine marqué (Planches, fig. 49), tandis que chez d'autres embryons il est largement ouvert en avant (Planches, fig. 50).

His (85) paraît être le premier qui ait entrevu une forme semblable de l'embryon chez le Saumon. La figure 3 qu'il donne dans son mémoire de 1878, p. 484, ressemble à celle que nous figurons de ce stade chez la Truite. Cependant, d'après His, les deux bords du sillon médullaire se rejoindraient en avant pour former une sorte de fer à cheval. Il est probable que l'embryon que cet auteur a figuré correspond à un stade un peu plus avancé. Chez la Truite, les bords du sillon médullaire se rapprochent en effet par leur partie antérieure entre le stade C et le stade D. Ziegler (200) (Pl. III, fig. 4) a représenté un embryon de Saumon identique à ceux que j'ai observés à ce stade.

Oellacher a donné à ce stade le nom d'*écusson embryonnaire ovalaire transversal* (querovale Embryonalschild) ; la figure qu'il en donne montre bien le commencement du sillon médullaire, mais sous forme d'une simple dépression linéaire. Il indique aussi le bourgeon caudal plus nettement différencié que

je ne l'ai vu et séparé du reste de l'embryon par une dépression semi-circulaire.

STADE D. (Planches, fig. 16 et 17, et fig. 51 et 52.) — Le blastoderme mesure environ $3^{mm},70$ de diamètre. L'écusson embryonnaire s'est allongé dans le sens antéro-postérieur et rétréci latéralement. Il est devenu piriforme et sa longueur est de 1 millimètre. Le sillon médian est beaucoup plus étroit qu'au stade précédent, mais aussi plus profond et plus nettement délimité. La partie antérieure de ce sillon forme une fossette ovale très allongée, plus profonde et plus large que la partie postérieure, qui est très superficielle et à peine indiquée. La partie antérieure de l'embryon représente assez bien un fer à cheval, qui embrasse le sillon médullaire par sa concavité; de chaque extrémité du fer à cheval partent deux replis, mal délimités, qui vont rejoindre la partie interne du bourrelet blastodermique.

Ce stade a été assez bien représenté par Oellacher et par His. Oellacher le désigne sous le nom d'*écusson embryonnaire piriforme* (birnförmige Embryonalschild); la figure qu'il en donne diffère de celle qui est représentée figure 51 (Planches), en ce que les contours de l'écusson ne présentent pas la petite encoche qu'on remarque de chaque côté, vers le milieu de la longueur de l'embryon, au point où se détachent les replis qui vont rejoindre le bourrelet blastodermique. De plus, dans la figure d'Oellacher, le bourrelet blastodermique ne paraît être en rapport qu'avec le bourgeon caudal et présente partout la même largeur. Les encoches latérales de l'embryon ne sont pas, en effet, toujours visibles, mais je les ai observées assez souvent pour pouvoir les regarder comme normales. Je ne sais au juste quelle est leur signification; je crois cependant qu'on doit considérer les deux saillies qui déterminent ces encoches comme les premières ébauches des vésicules optiques. Quant à l'élargissement du bourrelet de chaque côté de l'embryon (Planches, fig. 52, *be*), on l'observe toujours; c'est ce que Kupffer (106) et Oellacher désignent sous le nom de *marge* ou *bordure embryonnaire* (Embryonalsaum), et qu'Oellacher a figuré au stade B et aux stades E et F.

STADE E. (Planches, fig. 18, fig. 53 et 54.) — L'embryon

s'est allongé davantage et mesure environ $1^{mm},7$. Le sillon longitudinal superficiel s'est allongé en même temps. Vers le quart antérieur de l'embryon, on remarque un petit sillon transversal, et en arrière de lui un autre sillon plus marqué et plus étendu, qui se trouve au tiers de la longueur totale de l'embryon; enfin une troisième petite dépression à peine marquée se trouve à l'union du tiers postérieur avec les deux tiers antérieurs de l'embryon.

Le bourgeon caudal est plus développé qu'au stade D; ses contours sont mieux délimités. De chaque côté de l'embryon, depuis le niveau du sillon transversal moyen jusqu'au bourrelet blastodermique s'étend une lame en forme de croissant, qui est la bordure embryonnaire (Planches, fig. 53 *be*).

L'*embryon en forme de lancette* (lancetförmige Embryonal-schild), qu'Oellacher a représenté Planche I, fig. 10, correspond à notre stade E. Cette figure, comparée à la nôtre, n'offre que quelques légères différences. Dans la figure de l'auteur allemand, le premier sillon transversal antérieur est moins rapproché du sillon moyen que sur notre figure, et la dépression postérieure n'existe pas; de plus, le sillon longitudinal s'avance davantage vers l'extrémité céphalique et se termine par une petite dilatation plus marquée que sur notre embryon. Oellacher considère cette dilatation antérieure et les deux sillons transversaux qui la suivent, comme les premières ébauches des trois vésicules cérébrales; le plus grand de ces sillons présente à ses extrémités une petite fossette qui est l'origine de la vésicule auditive. Cette interprétation est évidemment exacte, étant donnée la situation qu'occuperont plus tard ces différents organes, mais on ne doit pas attacher une grande importance à la configuration extérieure de l'embryon, aux premiers stades du développement. Comme le fait, en effet, très bien remarquer Oellacher, les sillons transversaux et les fossettes ne sont pas toujours bien visibles et ne présentent pas une forme constante ni une place bien déterminée, sur des embryons exactement du même âge. Les coupes transversales et longitudinales de ces embryons montrent que les dépressions dont il s'agit sont tout à fait superficielles, et qu'il ne se produit à leur niveau aucune invagination comparable à celle qui s'observe chez les autres Vertébrés. Les dépressions, aussi bien le sillon longitudinal

que les sillons transversaux, disparaissent presque complètement sur des embryons fixés par le liquide de Kleinenberg; on ne les voit bien que sur les embryons durcis par l'acide chromique. Les éléments embryonnaires sont constamment en voie de prolifération, principalement dans les régions qui s'accroissent le plus rapidement; l'axe nerveux est dans ce cas, surtout au stade que nous considérons. Or les cellules en cytodierèse sont beaucoup plus sensibles que les autres à l'action des réactifs. Le liquide de Kleinenberg, par exemple, les gonfle; l'acide chromique les désorganise souvent. Il en résulte que dans les points où la cytodierèse est active, on observera tantôt une augmentation, tantôt une diminution de volume, suivant le réactif fixateur employé. Avec le liquide de Kleinenberg, les dépressions superficielles de l'embryon s'effacent par suite du gonflement des cellules sous-jacentes; avec l'acide chromique, elles s'exagèrent par suite de la destruction et l'écrasement de ces mêmes cellules. On comprend donc comment, avec l'acide chromique, on peut observer des différences de forme et de position des dépressions superficielles, suivant que les éléments embryonnaires auront présenté une cytodierèse plus ou moins active dans telle ou telle région, au moment de la fixation.

Quoi qu'il en soit, on doit considérer, avec Oellacher, les dépressions superficielles de l'embryon, fossettes et sillons transversaux, comme indiquant la place des trois vésicules cérébrales types des embryons des autres Vertébrés.

Un embryon du stade E, détaché avec soin du vitellus, coloré par le carmin, et monté dans le baume du Canada, est représenté, vu par transparence (Planches), fig. 54. On aperçoit sur la ligne médiane une partie plus foncée présentant une dilatation dans la région antérieure, et une autre dilatation moins marquée dans le bourgeon caudal. Cette région médiane obscure est la partie la plus épaisse de l'embryon, l'axe nerveux, qui s'enfonce comme une carène dans le vitellus. Le renflement antérieur correspond à la partie comprise entre l'extrémité céphalique et le sillon des vésicules auditives (Planches, fig. 54 c).

STADE F. (Planches, fig. 49, fig. 55 et 56.) — Au stade F, le blastoderme a recouvert à peu près la moitié du vitellus; le

bord externe du bourrelet blastodermique est très voisin de l'équateur de l'œuf. L'embryon mesure environ 2^{mm},5; il est plus étroit qu'au stade E, principalement dans la région céphalique. Le sillon médullaire est beaucoup moins apparent qu'au stade précédent. Le sillon transversal des vésicules auditives est devenu moins visible; en arrière de lui on voit deux ou trois fossettes médianes qui sont des restes du sillon médullaire, en voie d'effacement. Les deux moitiés du corps de l'embryon semblent s'écarter en avant du bourgeon candal, de manière à former un angle dans lequel le bourgeon caudal est compris. Cet écartement n'est qu'une simple apparence due à l'existence d'une légère dépression tout à fait superficielle, en avant du bourgeon caudal (Planches, fig. 55).

Les contours de l'embryon présentent, au niveau du sillon des vésicules auditives, un léger rétrécissement et un autre un peu plus bas, vers le milieu de la longueur totale de l'embryon. La bordure embryonnaire est beaucoup moins large qu'au stade E; elle tend à s'effacer et remonte jusqu'à la partie la plus large de la région céphalique.

Le stade F correspond au stade figuré par Oellacher, fig. 12. Cet auteur décrit un stade d'*embryon en forme de fer de lance* (lanzenspitzförmige Embryo) intermédiaire entre E et F, dans lequel la partie la plus large se trouve au niveau de la troisième vésicule cérébrale, et dont la partie postérieure semble être profondément engagée dans le bourrelet blastodermique, très épaissi en ce point. Oellacher reconnaît lui-même que la figure qu'il donne n'est pas facile à comprendre, et il pense que l'embryon doit son aspect particulier à ce qu'à ce stade il est enfoncé dans le vitellus et qu'on ne voit que sa partie supérieure. Je n'ai pas observé d'embryons ayant l'aspect représenté par Oellacher et je crois que cet auteur aura eu affaire à des embryons déformés par la compression exercée sur le chorion par la masse vitelline, lors de sa coagulation.

Un embryon du stade F, coloré et examiné par transparence dans le baume du Canada (Planches, fig. 56), offre le plus grand intérêt. De même qu'au stade précédent, il existe sur la ligne médiane une région obscure correspondant à la carène de l'axe nerveux. Cette carène n'est pas droite, elle présente, dans la région céphalique, des sinuosités qui paraissent être dues à un

tassement qui se serait produit lors de la fixation de l'embryon, par suite d'une contraction de ce dernier. De chaque côté de l'axe, dans la partie antérieure de la moitié postérieure de l'embryon, on voit cinq à six masses rectangulaires qui sont les premières protovertèbres. L'apparition de ces organes est très importante à noter, car, dès lors, il devient facile de distinguer nettement la région céphalique de l'embryon, du tronc qui commence au niveau de la première protovertèbre.

STADE F'. (Planches, fig. 57.) — A la fin du stade F, l'embryon subit quelques modifications dans sa forme extérieure. Mais la structure interne n'ayant pas éprouvé de grands changements, je n'ai pas voulu faire un stade particulier de cette forme, le considérant seulement comme la fin du stade F.

Le sillon médullaire et les dépressions superficielles ont entièrement disparu. Le sillon médullaire est remplacé par un cordon saillant qui s'étend depuis la tête jusqu'au bourgeon caudal, en se bifurquant à ce niveau, comme au stade précédent. La région céphalique est encore amincie et a changé de forme ; l'extrémité antérieure est maintenant la plus large et présente deux renflements latéraux qui sont les vésicules optiques, puis vient une partie rétrécie suivie d'une nouvelle dilatation au niveau des vésicules auditives. A partir de ce point, jusqu'au bourrelet blastodermique, s'étend de chaque côté de l'axe nerveux une bande étroite, moins saillante que l'axe, c'est la région des protovertèbres, qui ne sont pas encore visibles extérieurement. En dehors de cette région se trouve la bordure embryonnaire qui se rétrécit de plus en plus (Planches, fig. 57).

Oellacher a représenté, figure 13, un embryon correspondant à peu près à ce stade, mais dont l'aspect est un peu différent. Dans cet embryon il existe, sur la ligne médiane de la région céphalique, une saillie qui se continue avec celle de l'axe médullaire. De chaque côté de la tête, les vésicules auditives se montrent sous la forme de deux éminences réniformes, accolées sur la ligne médiane par leur partie convexe. Cette configuration doit faire admettre que l'embryon d'Oellacher est un peu plus âgé que celui qui correspond à notre stade F'.

STADE G. (Planches, fig. 20 et 21, fig. 58.) — L'embryon

mesure 3 millimètres. Certains de ses organes sont devenus visibles extérieurement. Sur toute sa longueur, la ligne médiane est occupée par une saillie formée par la partie centrale de l'axe nerveux, saillie qui, au stade F', n'était apparente que dans la région du tronc. Les vésicules optiques se détachant nettement de chaque côté de l'axe médian sous forme de masses hémisphériques. Les vésicules auditives se montrent également, ainsi qu'Oellacher les a représentées, comme deux masses réniformes à convexité interne. En arrière de ces vésicules commence la région protovertébrale, comprenant environ douze somites, dont chaque moitié apparaît sous forme d'un petit rectangle, séparé de ses voisins par une petite dépression. La région postérieure de l'embryon n'a pas subi de changements (Planches, fig. 58).

La figure 14 d'Oellacher est celle d'un embryon arrivé au stade G. L'auteur signale une disposition particulière des protovertèbres qui ne sont pas parallèles entre elles. Suivant lui, les protovertèbres antérieures ont leur axe dirigé d'avant en arrière et de dehors en dedans; les moyennes ont leur axe perpendiculaire à l'axe du corps et les postérieures sont dirigées d'arrière en avant et de dehors en dedans. Je n'ai pu observer une semblable disposition qu'accidentellement, et j'ai presque toujours vu les protovertèbres parallèles entre elles et dirigées perpendiculairement à l'axe du corps.

STADE H. (Planches, fig. 22 et 23, et fig. 59.) — La forme de l'embryon s'est à peine modifiée depuis le stade précédent, sa longueur est de 3^{mm},60. Les vésicules optiques sont plus développées, le cristallin commence à apparaître, les protovertèbres ont augmenté de nombre. La partie postérieure de l'embryon est la plus intéressante à considérer. Le blastoderme a recouvert presque entièrement le vitellus et le bourrelet est réduit à un simple anneau elliptique, placé à l'extrémité de l'embryon. Le bourgeon caudal n'est plus visible et le grand axe de l'anneau blastodermique est dans le prolongement de l'axe du corps. Ainsi que l'ont remarqué tous les auteurs, la fermeture du blastoderme a lieu toujours sous forme d'une ellipse plus ou moins allongée, suivant les sujets, et qui finit par se réduire à une fente linéaire dont les bords se rapprochent et se

soudent. La fermeture a lieu à une période de développement variable dans des œufs de même âge. Le nombre des somites varie, en effet, chez les embryons de la fin du stade H, de 18 à 26 (Planches, fig. 59).

La description que je viens de donner des formes extérieures de l'embryon, aux différents stades, est à peu près conforme, ainsi qu'on a pu le voir, à celle qui a été faite par Oellacher. Les figures de Goronowitsch (57) ressemblent aussi beaucoup à celles d'Oellacher et aux miennes, mais l'interprétation qu'il en donne diffère sur quelques points. Pour lui, il existe toujours entre la région céphalique et le bourgeon caudal, un tronc rudimentaire, même aux stades les plus précoces. Il est difficile de se prononcer sur la valeur de cette assertion, car aux stades C et D, l'embryon est encore trop peu développé pour qu'on puisse dire si l'écusson embryonnaire, qui est en rapport avec le bourrelet, représente uniquement la tête ou celle-ci avec une portion du tronc. Goronowitsch admet que les deux premières fossettes qui apparaissent sur le trajet du sillon médullaire représentent le cerveau antérieur et le cerveau postérieur; le cerveau moyen n'apparaît que plus tard entre les deux. Pour nous, les trois fossettes, correspondant aux trois vésicules cérébrales primaires, apparaissent en même temps.

Bien différentes des figures d'Oellacher, de Goronowitsch et des miennes, sont celles de Kupffer (106), publiées, en 1884, dans la première partie d'un travail dont la suite n'a pas encore paru. Les notions fournies par l'étude de la structure interne de l'embryon étant indispensables pour discuter les figures de Kupffer et l'interprétation qu'il en donne, je n'indiquerai la manière de voir de cet auteur qu'en traitant le développement du système nerveux.

VI. — ÉTUDE DES COUPES DES DIFFÉRENTS STADES.

L'étude de la forme extérieure de l'embryon de la Truite, aux différents stades de son développement, n'apprend pas grand'chose sur l'évolution des parties essentielles, c'est-à-dire sur la formation des divers systèmes. Les coupes transversales et longitudinales, faites à travers les jeunes embryons, sont au contraire des plus instructives. Je décrirai d'abord

l'aspect de ces coupes aux différents stades que j'ai établis, et j'exposerai ensuite le développement de chaque système en particulier.

STADE A. — Je ne reviendrai pas ici sur ce stade dont j'ai décrit les coupes à propos de la formation du blastoderme.

STADE B. — Une coupe longitudinale passant par l'axe de l'ébauche embryonnaire montre à peu près la même disposition qu'au stade précédent. L'ectoderme se continue à la périphérie avec l'endoderme primaire. Les deux feuillets ont à peu près la même épaisseur; cependant l'ectoderme est un peu plus développé que l'endoderme et présente son maximum d'épaisseur dans la région postérieure de l'écusson embryonnaire. Le feuillet supérieur se continue antérieurement avec le toit de la cavité germinative formé par une seule rangée de cellules; il est recouvert sur toute son étendue par la lame enveloppante. L'endoderme primaire se termine antérieurement à la limite de l'écusson embryonnaire; quelques cellules se détachent de son extrémité et se trouvent libres ou en petits groupes sur le plancher de la cavité germinative.

Les coupes longitudinales parallèles à la médiane, et intéressant les bords de l'écusson embryonnaire, montrent la même disposition que la précédente, mais on voit que, sur les bords latéraux de l'écusson, les feuillets sont beaucoup plus minces et que l'endoderme s'étend beaucoup moins loin.

Sur des coupes transversales du même stade, passant par l'extrémité postérieure de l'embryon, c'est-à-dire au niveau du bord externe du bourrelet marginal, le blastoderme se présente sous la forme d'une lentille biconvexe. En ce point on ne distingue aucun feuillet; au centre de la coupe, sur la ligne médiane, on observe une disposition très curieuse des éléments embryonnaires, disposition signalée par Oellacher (123) et sur laquelle les autres auteurs n'ont pas insisté. Les cellules sont groupées en ce point en un amas arrondi; elles sont disposées en cercles concentriques autour d'un centre formé par trois ou quatre cellules. Le nombre des cercles est de trois ou quatre; les cellules ainsi disposées sont allongées et leur grand axe est perpendiculaire au rayon du cercle. L'amas

cellulaire, qui occupe ainsi l'axe de la partie postérieure de l'embryon est le *cordon axial* (Axenstrang) d'Oellacher. Il n'existe, à ce moment, que dans la partie de l'écusson embryonnaire comprise dans le bourrelet marginal; plus tard, il s'étend plus en avant (Planches, fig. 90).

Les coupes transversales plus antérieures présentent les deux feuillets primaires séparés par une ligne claire représentant une fente virtuelle, reste de la cavité germinative. Cette fente s'arrête à une certaine distance des bords de l'écusson embryonnaire; sur les bords, en effet, les deux feuillets sont en continuité l'un avec l'autre. A mesure qu'on se rapproche de l'extrémité antérieure de l'écusson, l'endoderme diminue d'épaisseur et finit par être remplacé par des groupes isolés de cellules, mais on le retrouve toujours dans les parties latérales de la coupe, au niveau du bourrelet marginal. Enfin, en avant de l'écusson, l'ectoderme, réduit à une simple couche de cellules, recouvre seul la cavité germinative: il s'épaissit latéralement, se réfléchit et constitue l'endoderme primaire du bourrelet marginal. L'aspect des coupes transversales de la partie extra-embryonnaire du blastoderme reste le même aux stades suivants; les coupes augmentent de plus en plus en diamètre à mesure que le blastoderme s'étend sur le vitellus, mais la constitution du toit de la cavité germinative et celle du bourrelet marginal ne changent pas.

STADE C. — Les coupes longitudinales de ce stade sont à peu près identiques à celles du stade précédent; elles montrent cependant l'extension des deux premiers feuillets vers le centre de la cavité germinative; celle-ci diminue de hauteur; son toit tend à s'appliquer sur le plancher (Planches, fig. 75).

Les coupes transversales fournissent plus de renseignements que les coupes longitudinales. Au niveau du bourgeon caudal, on retrouve le cordon axial (Planches, fig. 90); ce cordon existe aussi à la partie postérieure de l'embryon, là où les deux premiers feuillets sont différenciés et séparés par une ligne correspondant à une fente virtuelle. Cette fente traverse le cordon axial qu'elle coupe en deux parties égales, de sorte qu'une des moitiés est contenue dans l'ectoderme, l'autre dans l'endoderme primaire (Planches, fig. 91). Cette disposition a échappé à Oella-

cher, qui a représenté les deux feuillets unis au niveau du *cor-don axial*. La ligne de séparation est en effet assez difficile à voir; ce qui frappe surtout au premier examen de la coupe, c'est la disposition des cellules en cercles concentriques, et il est très intéressant de voir cet arrangement se correspondre dans chacun des deux feuillets.

Une série de coupes transversales, pratiquées d'arrière en avant, permet de suivre les variations d'épaisseur des feuillets blastodermiques (Planches, fig. 65 à 74).

Le sillon longitudinal médian, qui se voit très bien sur les vues en surface et qui est la première ébauche du système nerveux, est beaucoup moins net sur les coupes. Celles-ci présentent cependant dans leur partie médiane une dépression correspondant au sillon; cette dépression s'élargit et tend à s'effacer d'arrière en avant. L'ectoderme, en avant du bourgeon caudal, est plus épais que l'endoderme primaire et présente son maximum d'épaisseur sur la ligne médiane; il va en s'amincissant vers la partie antérieure de l'écusson embryonnaire. Sa plus grande épaisseur est alors de chaque côté du sillon neural, et son minimum d'épaisseur est au fond du sillon. L'endoderme est au contraire plus épais sur la ligne médiane de l'embryon, mais, à la partie antérieure, il s'amincit et finit par disparaître à l'extrémité du sillon neural; en ce point, l'endoderme n'existe plus que sur les parties latérales de l'embryon.

STADE D. — Ce stade est un des plus intéressants; c'est en effet à ce moment qu'apparaît la corde dorsale et que se forme le feuillet moyen. Sur une coupe longitudinale médiane, on voit, en avant du bourgeon caudal, l'endoderme primaire se diviser en deux couches, dont l'une supérieure comprend presque toute l'épaisseur de ce feuillet, tandis que la couche inférieure est constituée par une ou deux rangées de cellules seulement. Cette division de l'endoderme primaire ne s'étend pas très loin, elle, cesse d'être visible dans les deux tiers antérieurs de l'embryon. Les cellules de la couche supérieure se sont allongées dans le sens vertical et pressées les unes contre les autres dans le sens antéro-postérieur. Cette couche supérieure est l'ébauche de la corde dorsale. Les cellules de la couche inférieure, qui forme l'endoderme proprement dit, conservent leur aspect arrondi ou

polyédrique, par pression réciproque. L'ectoderme prend un grand développement dans la région antérieure de l'embryon; mais à l'extrémité du renflement céphalique, il se termine en pointe et il est dépassé à ce niveau par l'endoderme qui est plus épais que lui (Planches, fig. 81).

Les coupes longitudinales intéressant les parties latérales de l'embryon, montrent que la division de l'endoderme primaire s'est effectuée aussi dans ces régions. Mais la couche supérieure, qui représente le mésoderme, est bien moins épaisse que sur la ligne médiane, et les cellules ne présentent pas la disposition qu'elles offrent dans l'ébauche de la corde dorsale (Planches, fig. 82).

Si l'on examine les coupes transversales correspondant à celles que je viens de décrire, on voit qu'au niveau du bourgeon caudal rien n'a changé depuis le stade précédent. Immédiatement au-devant de lui on ne trouve encore que les deux feuillets primaires. Le cordon axial est divisé par la ligne de séparation des feuillets, mais il est divisé d'une façon asymétrique. L'ectoderme est à ce niveau plus épais sur la ligne médiane que sur les parties latérales; il renferme la plus grande partie du cordon axial. La portion inférieure de ce dernier est contenue dans l'endoderme primaire; elle s'en sépare par une ligne très nette, surtout bien marquée dans les préparations traitées par l'acide osmique. Le demi-cylindre qui résulte de cette différenciation de la partie inférieure du cordon axial est la corde dorsale (Planches, fig. 77; fig. 93 et fig. 110).

Sur une coupe un peu plus antérieure, il existe de chaque côté de la corde dorsale une ligne claire qui, dans les préparations à l'acide osmique, apparaît sous forme d'une fente; elle sépare l'endoderme primaire en deux couches, dont la supérieure est le mésoderme et l'inférieure l'endoderme définitif. La corde dorsale est encore plongée dans l'endoderme dont elle n'est séparée que par une ligne claire (Planches, fig. 78).

Dans la partie antérieure de l'embryon, on ne trouve plus que l'ectoderme et l'endoderme primaire (Planches, fig. 79 et 80); ils présentent sur la ligne médiane la disposition concentrique des cellules, disposition qui s'observe du reste dans toute la longueur de l'embryon. Mais, dans l'extrémité antérieure, les cercles concentriques deviennent des ellipses dont le grand axe

correspond à la ligne de séparation des deux feuillets. A ce niveau, l'endoderme est plus développé que l'ectoderme, surtout sur la ligne médiane.

STADE E. — L'embryon s'est accru en longueur. Les coupes longitudinales ont cependant à peu près le même aspect qu'au stade D. L'ectoderme prend, dans la région antérieure qui correspond au cerveau, un développement plus considérable; l'endoderme primaire diminue au contraire d'épaisseur, sauf à l'extrémité tout à fait antérieure, où il demeure encore plus épais que l'ectoderme. La corde dorsale s'étend un peu plus loin qu'au stade précédent, et ses cellules sont mieux différenciées.

A l'extrémité postérieure de l'embryon, au point où la corde dorsale se dégage du bourgeon caudal en même temps que l'ectoderme et l'endoderme, les cellules endodermiques présentent un aspect particulier. Elles sont plus grosses que les autres : quelques-unes offrent des figures cytodierétiques; elles forment, en contact avec le parablaste, une rangée d'une dizaine environ d'éléments cylindriques. Cet amas cellulaire est l'origine d'un organe important qui, aux stades suivants, devient beaucoup plus apparent, sous forme d'une vésicule creuse, et que j'ai signalée pour la première fois chez la Truite, en 1880 (69). Par sa position, cette vésicule est identique à celle que Kupffer a signalée chez l'Épinoche et qu'il a désignée sous le nom impropre d'allantoïde. Kupffer a eu le mérite d'attirer l'attention sur la vésicule qui se trouve à l'extrémité postérieure de l'embryon de certains Poissons osseux, aussi lui donnerai-je, à l'exemple de la plupart des auteurs, le nom de *vésicule de Kupffer*; mais cet organe avait déjà été vu avant lui par Coste, qui l'a très bien représenté dans l'atlas de son grand ouvrage (*Histoire générale et particulière du développement des corps organisés*), figure 8' de la Planche II relative au développement de l'Épinoche (1). Depuis Kupffer, la vésicule a été observée chez un grand nombre d'espèces, par plusieurs auteurs; elle n'avait pas encore été signalée chez les Salmonides. Oellacher (123) n'en parle pas dans son beau mémoire sur le développement de la Truite. C.-K. Hoffmann (89) ne l'a

(1) Coste ne fait aucune mention de la vésicule dans l'explication de la figure.

pas figurée. Ziegler (200) l'a décrite récemment chez le Saumon. Je signalerai au stade suivant les caractères qui distinguent la vésicule de la Truite.

Les coupes transversales du stade E accusent une différenciation plus nette de la corde dorsale et des lames mésodermiques, qui sont alors bien séparées de l'endoderme secondaire. Mais les changements survenus depuis le stade D ne sont pas assez importants pour qu'il soit nécessaire d'y insister.

STADE F. — Sur une coupe longitudinale médiane, la vésicule de Kupffer se voit très nettement à l'extrémité antérieure du bourgeon caudal, là où au stade précédent existait la rangée de cellules endodermiques plus grosses, que j'ai décrite. La vésicule est maintenant bien formée; elle mesure environ 0^{mm},11 de diamètre longitudinal; sa forme est celle d'un demi-cercle, dont le diamètre est parallèle au vitellus et dont l'arc regarde la partie dorsale de l'embryon. Ses parois sont constituées par une seule rangée de cellules cylindriques; celles du plancher sont plus courtes et moins régulièrement disposées (Planches, fig. 408 *k*). En avant de la vésicule, l'endoderme se continue, comme au stade précédent, jusqu'à l'extrémité de l'embryon (Planches, fig. 53).

Les coupes longitudinales, parallèles à la ligne médiane et passant en dehors de la corde dorsale, montrent que, dans la région moyenne de l'embryon, le mésoderme est divisé en un certain nombre de masses cellulaires de forme rectangulaire, et placées les unes à côté des autres. Le grand axe des rectangles est perpendiculaire à la surface vitelline; dans chacun d'eux les cellules périphériques sont régulièrement disposées, les cellules centrales sont au contraire irrégulièrement agencées. Chacune de ces masses cellulaires, au nombre de trois à six de chaque côté de la ligne médiane, représente un somite (Planches, fig. 84).

Les coupes transversales du stade F sont plus instructives que les coupes longitudinales, au point de vue du développement des feuillettes (fig. 4 à 14).

À la partie tout à fait antérieure de l'embryon, on ne trouve encore que les deux feuillettes primaires. L'ectoderme, dont la section est piriforme, pénètre comme un coin dans l'endoderme

primaire qui se trouve refoulé sur les côtés (fig. 1). Plus en arrière, au niveau de la première vésicule cérébrale, l'ectoderme est beaucoup plus développé; son épaississement médian présente deux renflements latéraux arrondis qui sont les ébauches des vésicules oculaires. L'endoderme primaire, sur la ligne médiane, est en contact direct avec la carène de la masse nerveuse. Mais latéralement ce feuillet s'est différencié en deux couches, une couche mésodermique qui n'existe qu'au-dessous des vésicules optiques, et une couche endodermique, en rapport avec le parablaste et en rapport direct avec l'ectoderme, sur les parties latérales de l'embryon. Entre le mésoderme et l'angle interne inférieure de la vésicule optique se trouve une petite cavité à section triangulaire (fig. 2 et 3).

Les coupes suivantes montrent la masse nerveuse plus développée qu'au niveau des vésicules optiques, et présentant une forme de triangle isocèle allongé, dont la base convexe, dirigée en haut, se continue latéralement avec la couche ectodermique. Le mésoderme sépare complètement l'ectoderme de l'endoderme; ce dernier est moins étendu que dans la région tout à fait antérieure, et le mésoderme le déborde latéralement (fig. 4 et 5).

Le point où finit la région céphalique est marqué par l'apparition de la corde dorsale sur la région médiane et au-dessous de l'axe nerveux. A ce niveau, la masse nerveuse présente latéralement, comme dans la région oculaire, deux renflements ectodermiques qui sont les rudiments des vésicules auditives; ces renflements sont en continuité par leur base avec la partie supérieure de l'axe nerveux et en sont séparés latéralement par une fente virtuelle (fig. 6) (Planches, fig. 95).

En arrière de la tête, les coupes conservent le même aspect jusque dans le voisinage du bourgeon caudal. L'axe nerveux est beaucoup plus étalé et moins développé que dans la région céphalique. Les lames mésodermiques présentent, sur certaines coupes, les masses protovertébrales de chaque côté de l'axe nerveux et, latéralement, elles sont divisées longitudinalement par une fente virtuelle, qui est le futur cœlome (fig. 7 et 8).

A mesure qu'on se rapproche du bourgeon caudal, l'axe nerveux devient de plus en plus petit, et les masses latérales mésodermiques prennent au contraire une plus grande importance.

En même temps, la carène de l'axe nerveux s'allonge dans le sens vertical, et sa délimitation d'avec la corde dorsale est de

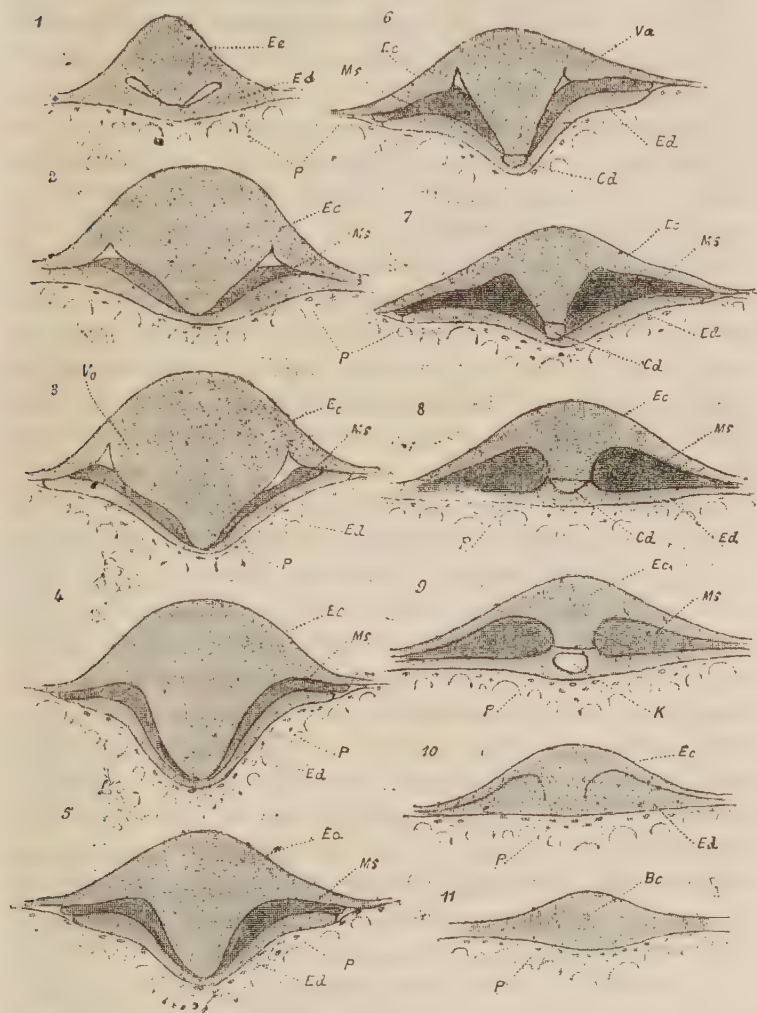


FIG. 1 à 11. — Coupes transversales d'un embryon de Truite du stade F. *Ec*, ectoderme; *Ms*, mésoderme; *Ed*, endoderme; *Cd*, corde dorsale; *K*, vésicule de Kupffer; *V_o*, vésicule optique; *Va*, vésicule auditive; *Bc*, bourgeon cardal; *P*, parablaste. Le mésoderme est plus fortement teinté que les deux autres feuillets. Les coupes sont disposées en série, suivant l'ordre numérique, de la tête à la partie postérieure de l'embryon.

moins en moins nette. Immédiatement en avant du bourgeon caudal, la vésicule de Kupffer apparaît sur la ligne médiane,

occupant la place de la corde dorsale. Cette vésicule se présente sous la forme d'une cavité à peu près elliptique à grand axe parallèle à la surface du vitellus et mesurant environ 0^{mm},09. Sa partie inférieure est plus convexe que sa partie supérieure; ses parois sont constituées par une rangée de cellules cylindriques régulièrement disposées; sa paroi inférieure repose sur le parablaste et se continue latéralement avec l'endoderme. De chaque côté de l'axe nerveux et de la vésicule se trouvent les masses mésodermiques (fig. 9).

En arrière de la vésicule de Kupffer on aperçoit encore, dans la partie supérieure de la coupe, de chaque côté de la ligne médiane, la ligne de démarcation de l'ectoderme, mais elle cesse d'être visible sur la ligne médiane. Enfin, plus en arrière, on retrouve la disposition en cercles concentriques des cellules du bourgeon caudal, et il n'y a plus de différenciation des feuilletts (fig. 10 et 11).

L'examen des coupes transversales confirme donc ce que nous avaient appris les coupes longitudinales, à savoir que la vésicule de Kupffer apparaît immédiatement en avant du bourgeon caudal, au point où commence à se différencier le mésoderme. De par sa situation, cette vésicule peut être considérée comme ayant une origine endodermique; elle repose, en effet, immédiatement sur le parablaste, et son plancher est enclavé dans l'endoderme. Son mode de développement prouve également sa nature endodermique. Le stade E nous a montré la place de la future vésicule occupée par un amas de cellules endodermiques plus grosses que les autres et régulièrement disposées. Sur des coupes d'embryons intermédiaires à E et F, on voit ces cellules se multiplier et une invagination se produire dans l'embryon pour former la vésicule.

La vésicule dont j'ai signalé l'existence chez la Truite diffère de celle que Kupffer a décrite chez d'autres Poissons par sa situation intra-embryonnaire. Celle de l'Épinoche, de la Perche, du Hareng, etc., occupe la même situation que celle de la Truite; elle est située dans le voisinage de l'extrémité caudale et à la partie postérieure de la corde dorsale, comme j'ai pu le constater moi-même chez la Perche, l'Épinoche et le *Lepadogaster*. Mais tandis que, chez ces animaux, la vésicule fait saillie en dehors de l'embryon, dans l'intérieur du vitellus, celle

de la Truite, au contraire, est située dans l'intérieur de l'embryon. Cette différence est sans importance, car à un stade plus avancé la vésicule peut faire saillie hors de l'embryon et devenir alors tout à fait semblable à celle des autres Poissons.

STADE G. — Les coupes longitudinales de ce stade sont à peu près identiques à celles du stade F. Les somites ont augmenté de nombre; on en compte de 12 à 18. La vésicule de Kupffer est bien développée et, à la partie antérieure de l'embryon, au-dessous de l'extrémité de la corde dorsale, l'endoderme commence à se réfléchir en arrière et en-dessous pour constituer l'intestin antérieur.

L'examen des coupes transversales montre que des changements importants se sont produits dans la région céphalique de l'embryon. De chaque côté de l'axe nerveux, la vésicule optique qui, au stade précédent, était à peine ébauchée, est maintenant bien détachée, et présente la forme d'une masse ovale reliée au cerveau par une partie légèrement retrécie. Les vésicules optiques arrivent au contact de la couche des cellules ectodermiques. Entre ces vésicules et l'axe nerveux se trouve du tissu mésodermique embryonnaire, c'est-à-dire dont toutes les cellules sont encore arrondies et en contact les unes avec les autres. Le même tissu entoure la partie inférieure des vésicules et la carène de l'axe nerveux, et arrive au contact du parablaste; l'endoderme n'existe pas en ce point: tout l'endoderme primaire s'est transformé en mésoderme (Planches, fig. 99).

Une coupe passant en arrière des vésicules optiques montre l'axe nerveux occupant toute la partie médiane de la tête; de chaque côté, le mésoderme forme une masse pleine qui s'étend jusqu'à l'ectoderme et au parablaste. Une petite cavité existe entre le mésoderme et l'ectoderme au point où l'embryon repose sur le vitellus.

En avant de la vésicule auditive, l'endoderme apparaît. L'axe nerveux occupe encore la plus grande partie de la coupe et est en contact inférieurement avec l'endoderme. Celui-ci se relève de chaque côté de la ligne médiane et, au-dessous de la vésicule auditive, il se produit un pli, ou plutôt une invagination, premier indice de la formation de l'intestin antérieur. En ce point.

les cellules endodermiques sont très allongées, tandis que sur la ligne médiane elles sont aplaties et ne forment qu'une seule couche. C. K. Hoffmann (89) admet que l'endoderme n'est partout constitué que par une seule couche de cellules; suivant Oellacher (123), au contraire, il y aurait plusieurs couches de cellules; l'endoderme pénétrerait dans le mésoderme comme un bourgeon plein qui, plus tard, se creuserait d'une cavité. L'existence de l'invagination n'est pas douteuse, mais d'un autre côté, j'ai constaté sur plusieurs préparations et à l'aide des meilleurs objectifs que, dans la partie épaissie de l'endoderme, à l'endroit où se fait l'invagination, les cellules, généralement allongées et disposées perpendiculairement au pli d'invagination, peuvent présenter aussi une forme arrondie et être alors au nombre de deux ou trois dans l'épaisseur du feuillet. Le repli endodermique arrive, sur certaines coupes, au contact même de la partie inférieure de la vésicule auditive, sur d'autres coupes il en est séparé par quelques cellules mésodermiques (Planches, fig. 100).

Chaque plaque mésodermique est divisée en deux parties par le repli endodermique; l'une, interne, est comprise entre l'ectoderme, l'axe nerveux, la corde dorsale et l'endoderme; ses cellules commencent à prendre un aspect particulier, à s'allonger dans le sens de la hauteur de l'embryon et se disposer sérialement; l'autre, externe, est comprise entre la partie amincie de l'ectoderme qui fait suite à la vésicule auditive, la partie externe du repli endodermique et le parablaste. Cette partie externe du mésoderme est creusée d'une cavité, la cavité du cœlome, le toit de la cavité est formé par une couche de cellules plus épaisse que celle qui constitue le plancher.

Les coupes suivantes présentent à peu près le même aspect que les précédentes; l'invagination de l'endoderme y est moins marquée, et cesse un peu après le tiers antérieur de l'embryon.

Dans la partie postérieure du corps de l'embryon, on retrouve la même disposition qu'au stade précédent, les masses protovertébrales sont mieux accusées et plus nettement différenciées des plaques mésodermiques latérales.

C'est à ce stade, ou plutôt entre le stade G et le stade H, que se forme la cavité centrale du système nerveux. Cette question très discutée a donné lieu à plusieurs interprétations. Nous

y reviendrons en décrivant le développement du système nerveux.

STADE H. — Une coupe médiane longitudinale d'un embryon de 3^{mm},2 et possédant 22 somites, montre l'axe nerveux et, au-dessous de lui, la corde dorsale dont les cellules allongées tranchent nettement sur le reste de la coupe. L'extrémité antérieure de la corde dorsale est à 0^{mm},7 de l'extrémité céphalique; au-dessous de la corde et un peu en arrière de sa terminaison, l'endoderme présente une fissure qui est l'origine de l'intestin antérieur. En arrière de l'extrémité postérieure de la corde dorsale se trouve la vésicule de Kupffer qui, comme au stade précédent, s'est allongée antérieurement et communique avec l'intestin postérieur (Pl. fig. 86).

Sur les coupes longitudinales latérales, on voit, à la partie antérieure de la région céphalique, la vésicule optique dont la partie externe s'est invaginée dans la partie interne et qui en est séparée par une cavité linéaire. Plus en arrière, se trouve la vésicule auditive arrondie et détachée du feuillet externe. Au-dessous de la vésicule auditive, le feuillet interne replié sur lui-même est situé au milieu du mésoderme et présente une courbure à convexité supérieure et postérieure; il se continue postérieurement avec la partie de l'endoderme qui est en contact avec le parablaste, et qui représente l'intestin moyen. La partie de l'endoderme comprise ainsi dans l'épaisseur du mésoderme est la région dans laquelle se formeront plus tard les fentes branchiales. Dans cette même région, le mésoderme, situé au-dessous de l'intestin antérieur, présente une grande cavité, portion péricardique du cœlome. Au-dessous de la lame inférieure, qui constitue le plancher de cette cavité, existe une autre cavité plus petite, limitée par une couche de cellules aplaties et reposant directement sur le parablaste, c'est l'ébauche de l'une des moitiés du cœur (Planches, fig. 87).

En arrière de la vésicule auditive, il y a une masse mésodermique indivise qui précède la série de protovertèbres; celles-ci sont pressées les unes contre les autres, et ont la forme de rectangles allongés verticalement et arrondis à leurs extrémités supérieure et inférieure. Les cellules qui constituent une protovertèbre sont disposées perpendiculairement à la ligne de

contour; dans l'intérieure de la protovertèbre existe une cavité virtuelle (Planches, fig. 111).

Les coupes transversales du stade H méritent d'être étudiées avec soin parce qu'elles montrent la différenciation des principaux organes.

La tête tend déjà à se soulever au-dessus du vitellus et à s'en détacher. L'ectoderme qui forme la couche épidermique de l'embryon ne se continue plus directement avec la couche externe du sac vitellin : mais, au point où l'embryon repose sur le vitellus, l'ectoderme s'infléchit au-dessus de lui et forme une lame qui s'avance vers l'endoderme primaire différencié en mésoderme, puis se réfléchit à la surface du vitellus pour se continuer avec la paroi du sac vitellin. Cette disposition est nettement visible au-niveau des vésicules optiques; ces vésicules ne sont plus en rapport avec l'axe nerveux que par leur pédicule, ou nerf optique, qui se détache de la partie inférieure de la vésicule cérébrale antérieure. La cavité de la vésicule optique se continue par le pédicule avec celle de l'axe nerveux; des deux couches de la vésicule, l'interne est plus mince que l'externe; celle-ci présente de nombreuses cellules en cytodierèse, surtout à sa face interne : cette face est, en effet, le siège d'une croissance rapide qui entraîne la courbure à convexité interne de l'ensemble de la vésicule. Dans la concavité externe de la vésicule est logé un épaissement de l'ectoderme, le futur cristallin (fig. 12 et 13) (Planches, fig. 103).

En arrière des yeux, le cerveau offre une section elliptique, dont la partie supérieure est plus large que la base. Le mésoderme présente à ce stade, dans la région céphalique, de chaque côté de l'axe nerveux, un aspect particulier. Les cellules ne sont plus arrondies ou polygonales, ni pressées les unes contre les autres. Elles sont allongées avec des prolongements filiformes s'anastomosant entre eux; entre elles, existent des lacunes irrégulières. Cette portion du mésoderme revêt les caractères du tissu conjonctif, dans lequel il n'y a pas encore de substance intercellulaire (fig. 14).

Entre les vésicules optiques et les vésicules auditives, on trouve l'invagination endodermique qui a donné naissance à l'intestin antérieur. La section transversale de cet intestin a la forme d'un fer à cheval, dont la concavité embrasse la partie

inférieure de l'axe nerveux et dont les extrémités arrivent au

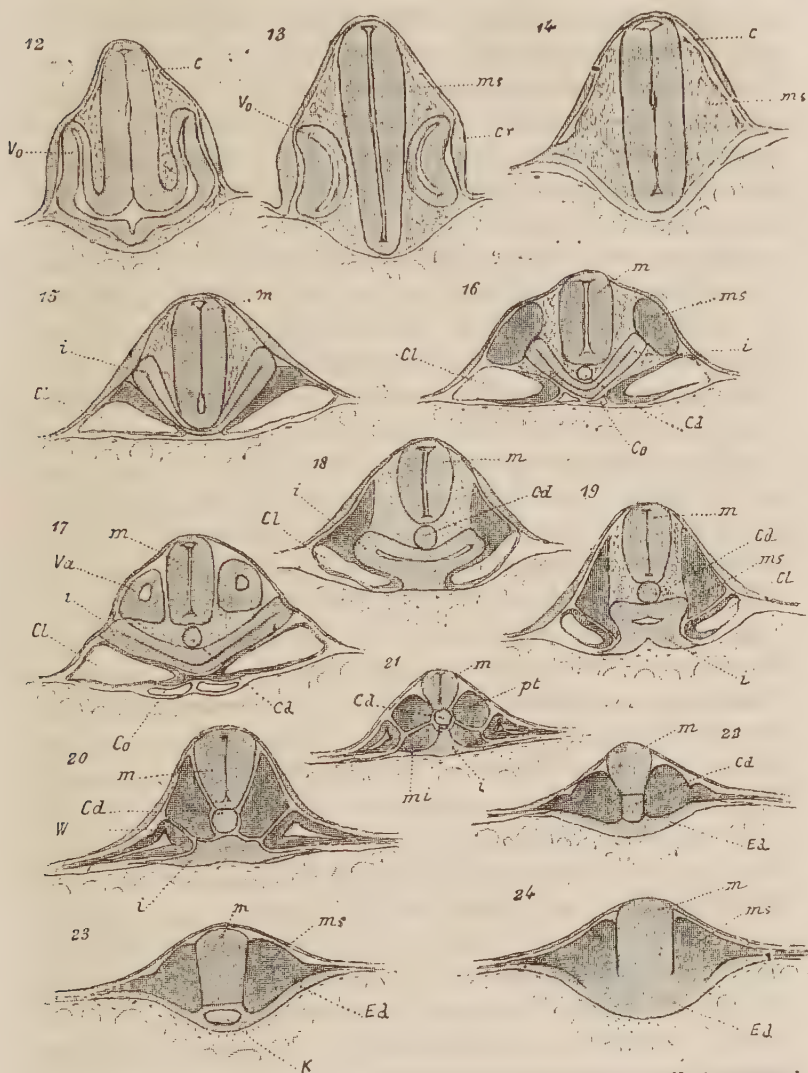


FIG. 12 à 24. — Coupes transversales d'un embryon de Truie du stade H. C, cerveau; *m*, moëlle épinière; *Ms*, mésoderme; *Ed*, endoderme; *Cd*, corde dorsale; *K*, vésicule de Kupffer; *Cl*, cœlome; *Co*, cœur; *Mi*, masse intermédiaire; *W*, canal de Wolff; *pt*, protovertèbres; *I*, intestin; *Vo*, vésicule optique; *Cr*, cristallin; *Va*, vésicule auditive. Le mésoderme est plus fortement teinté que les deux autres feuillet. Les coupes sont disposées en série, suivant l'ordre numérique, de la tête à la partie postérieure de l'embryon.

contact de l'ectoderme, ou en sont séparées par une masse mésodermique. Cette masse mésodermique a conservé le carac-

tière primitif et est constituée par des cellules pressées les unes contre les autres; elle diffère du tissu conjonctif, qui entoure l'axe nerveux, et elle donnera naissance à des muscles. Le mésoderme situé au-dessous de l'endoderme, de chaque côté de la ligne médiane, est également formé de cellules embryonnaires; dans son épaisseur, se trouve la cavité du cœlome, de forme triangulaire, le plus grand côté du triangle reposant sur l'intestin (fig. 15 et 16).

C'est au niveau des vésicules auditives que l'intestin antérieur est le plus développé. Sa section occupe toute la largeur de la coupe; elle s'étend d'une manière presque rectiligne d'un côté de l'embryon à l'autre, au-dessous de la corde dorsale et de deux amas de tissu conjonctif qui la séparent de l'axe nerveux. Chaque extrémité de la section est en contact, par sa partie supérieure, avec la vésicule auditive, et en rapport intime avec l'ectoderme. En ce point, il n'existe plus trace du pli d'invagination de l'endoderme; la cavité virtuelle de l'intestin arrive jusqu'au contact des cellules ectodermiques; celles-ci sont refoulées en bas et en haut par les cellules endodermiques, qui ne sont plus recouvertes que par la couche enveloppante. Cette disposition est en rapport avec la formation d'une fente branchiale. Par suite de la résorption de la couche enveloppante, la cavité de l'intestin communiquera plus tard directement avec l'extérieur, la paroi supérieure et la paroi inférieure de l'intestin se continuant avec l'ectoderme (fig. 17).

Au stade H apparaissent également les premiers rudiments du cœur. Sur la ligne médiane de l'embryon, la partie inférieure de l'intestin présente un épaississement qui s'avance comme un coin vers le vitellus et sépare les deux cavités cœlomatiques, creusées dans l'épaisseur des lames mésodermiques latérales. Il résulte de cette disposition qu'il existe entre l'intestin, les deux lames mésodermiques et le parablaste, un espace libre, de forme plus ou moins irrégulière, suivant que l'intestin est plus ou moins rapproché du parablaste. De chaque angle interne des deux lames mésodermiques latérales, se détachent des cellules qui s'agencent en une couche d'éléments aplatis qui sont l'origine de l'endothélium cardiaque. Ces cellules se disposent, en effet, de manière à constituer deux tubes parallèles, situés de chaque côté de la ligne médiane de l'em-

bryon, et reposant directement sur le parablaste. Bientôt de nouvelles cellules se détachent des lames mésodermiques, s'avancent vers la ligne médiane et finissent par former une couche cellulaire qui réunit les deux lames mésodermiques, en séparant l'intestin des deux moitiés cardiaques. Dans l'intérieur de chaque tube endothélial cardiaque, on voit quelques cellules arrondies, libres, qui sont les premiers globules sanguins; j'aurai à discuter plus loin, lorsque je m'occuperai des dérivés du mésoderme, les diverses opinions émises par les auteurs relativement à l'origine des globules sanguins et du cœur chez les Poissons (Planches, fig. 104 et 114).

En arrière de la région cardiaque, les coupes transversales montrent, de chaque côté de l'embryon, un épaississement de l'ectoderme en rapport avec une dépression qui existe dans les masses mésodermiques. L'ectoderme, en ce point, est formé de deux rangées de cellules; cet épaississement est la première ébauche de la ligne latérale. Aux stades ultérieurs, la masse cellulaire, largement étalée au stade H, se concentre vers le milieu de la hauteur de l'embryon, et se creuse d'une gouttière qui finit par se transformer en canal latéral (fig. 49).

Sur les mêmes coupes, l'endoderme est concentré sur la ligne médiane. Sa section transversale a la forme d'un trapèze dont le plus grand côté, légèrement curviligne, à convexité supérieure, est situé au-dessous de la corde dorsale, tandis que le petit côté repose sur le parablaste. Aux angles supérieurs du trapèze, les cellules, allongées et dirigées vers la cavité de l'intestin, indiquent les plis d'invagination, qui se sont produits de la même manière que dans la partie antérieure de l'embryon (Planches, fig. 405).

Vers le milieu de l'embryon, le mode de formation de l'intestin est différent. Il ne se forme plus qu'un seul pli d'invagination de l'endoderme, du parablaste vers la corde dorsale sur la ligne médiane. Au niveau de ce pli, les cellules sont allongées dans le sens de l'épaisseur du feuillet, ou disposées en deux couches. En dehors du pli, l'endoderme est étalé à la surface du parablaste, mais il ne dépasse pas le milieu de chaque lame mésodermique latérale. A la partie supérieure du pli d'invagination, il se détache de l'endoderme un petit groupe de cellules qui se disposent en une petite masse arrondie, immédiatement

en contact avec la corde dorsale. Ce groupe cellulaire, qui se retrouve sur plusieurs coupes consécutives, est la tige sous-notocordale (fig. 21) (Planches, fig. 106).

On peut distinguer dans le mésoderme de cette région trois parties bien différenciées. De chaque côté de l'axe nerveux et de la corde dorsale se trouvent les masses protovertébrales dont les cellules périphériques sont régulièrement disposées. Au-dessous de ces masses, les lames mésodermiques latérales, divisées, comme dans la partie antérieure de l'embryon, en somatopleure et splanchnopleure, ne présentent plus dans leur épaisseur qu'une cavité virtuelle du cœlome. La portion interne de chaque lame mésodermique tend à se séparer du reste par suite d'un étranglement qui se produit dans le somatopleure. Cette portion interne est relevée en haut vers la protovertèbre, et renferme dans son intérieur un prolongement de la cavité du cœlome. La partie ainsi repliée de la lame mésodermique est la première ébauche du canal de Wolff. Entre la partie inférieure de la protovertèbre, le canal de Wolff et l'intestin, se trouve une masse plus ou moins arrondie de cellules mésodermiques, aux dépens de laquelle se développeront plus tard des vaisseaux et probablement aussi du tissu conjonctif (fig. 20).

Dans la région postérieure de l'embryon les coupes reprennent l'aspect qu'elles avaient aux stades précédents. L'axe nerveux n'a pas encore de cavité centrale; l'endoderme est largement étalé sur le parablaste; il est seulement épaissi en son milieu, et offre une petite cavité sur la ligne médiane. La corde dorsale est plus haute et plus large; ses cellules sont moins différenciées (fig. 22).

En avant de la vésicule de Kupffer, le mésoderme forme, de chaque côté de l'axe nerveux et de la corde dorsale, une masse non différenciée de cellules embryonnaires, dans laquelle on ne distingue plus, ni masse protovertébrale, ni lame latérale avec cavité de cœlome.

Au niveau de la vésicule de Kupffer, la corde dorsale a disparu. L'endoderme, très épais sur la ligne médiane, arrive au contact de l'extrémité inférieure de l'axe nerveux, dont il n'est séparé que par une ligne de démarcation à peine marquée. La vésicule de Kupffer, dont la section transversale est elliptique, a sa paroi inférieure, reposant sur le parablaste, constituée par

une rangée de cellules cylindriques. Sa paroi supérieure est également formée d'une couche de cellules cylindriques, mais au-dessus d'elle, les cellules endodermiques sont allongées parallèlement au grand axe de la vésicule, comme le sont les cellules ectodermiques dans l'axe nerveux (fig. 23) (Planches, fig. 107).

En arrière de la vésicule, l'ectoderme est bien différencié des parties voisines dans sa portion supérieure, mais, inférieurement, il se continue en une masse de cellules indifférentes dans laquelle il est impossible de distinguer les feuilletts; l'endoderme n'est séparé du mésoderme que sur les côtés de l'embryon. On doit donc considérer comme appartenant à l'endoderme primaire cette masse cellulaire qui est en continuité directe avec l'ectoderme, en arrière de la vésicule Kupffer (fig. 24).

Enfin, au niveau du bourgeon caudal, on ne trouve plus qu'une masse de cellules embryonnaires présentant une disposition concentrique, identique à celle qui existe dans le cordon axial dès les premiers stades du développement.

J'ai déjà dit, en décrivant la conformation extérieure de l'embryon aux différents stades, que c'est au stade H qu'a lieu la fermeture du blastoderme en arrière de l'embryon. Les coupes pratiquées à travers le blastopore vitellin, ayant la forme d'une petite ellipse très allongée, montrent de quelle manière se fait la réunion des deux moitiés du bourrelet blastodermique.

Les coupes passant par le milieu blastopore vitellin montrent en leur milieu un espace vide, limité inférieurement par le parablaste, de chaque côté par le bourrelet blastodermique et en haut par une couche de cellules très aplaties qui est la lame enveloppante. Celle-ci passe comme un pont d'un bourrelet blastodermique à l'autre. Je n'ai pu déterminer exactement de quelle manière et à quel moment se fait la réunion de la lame enveloppante d'un côté à celle du côté opposé. Il est probable que la lame enveloppante qui, comme on le sait, ne prend pas part à la réflexion de l'ectoderme au niveau du bourrelet blastodermique, s'étend à la surface du parablaste, lorsque le blastopore est sur le point de se fermer, et que lorsqu'elle s'est réunie à celle du côté opposé, il se fait au-dessous d'elle une accumulation de liquide qui la soulève et lui donne la disposition qu'elle présente sur les coupes. A mesure que les deux

bourrelets blastodermiques se rapprochent l'un de l'autre, il se produit une résorption de cellules dans la lame enveloppante, ce qui fait qu'elle reste tendue au-dessus du blastopore.

Chaque bourrelet blastodermique conserve la structure qu'il avait dès le début du développement embryonnaire; il ne renferme que deux feuillets, l'ectoderme et l'endoderme primaire confondus au bord libre du bourrelet, là où s'est produit la réflexion de l'ectoderme. Au voisinage du point de fusion, l'ectoderme est plus épais que l'endoderme primaire, et est formé de cinq à six couches de cellules, puis il se continue en une couche unicellulaire à la surface du vitellus. L'endoderme primaire, au contraire, d'abord constitué par trois ou quatre rangées de cellules, offre un épaississement au point où l'ectoderme commence à s'amincir, puis il s'étend à une petite distance en une couche de cellules disposées irrégulièrement (Planches, fig. 97 et 98).

Si l'on examine la série des coupes successives pratiquées à travers cette région, on peut suivre tous les degrés de la fusion des deux lèvres du blastopore. On voit les deux bourrelets blastodermiques se rapprocher l'un de l'autre, arriver au contact et se fusionner. Le milieu de la coupe est occupé par une masse de cellules indifférentes, semblable à celle qui existe en arrière de la vésicule de Kupffer; sur les côtés se trouvent l'ectoderme et l'endoderme primaire. La ressemblance de ces coupes avec celles de la région postérieure de l'embryon immédiatement en avant du bourgeon caudal pourrait être invoquée à l'appui de la théorie de la concrescence de His, qui fait provenir l'embryon de la soudure des deux moitiés d'une anse du bourrelet blastodermique. Je discuterai cette théorie dans un chapitre spécial consacré à l'accroissement de l'embryon.

Lorsque le blastopore vitellin est complètement fermé, la masse cellulaire, résultant de la fusion des deux lèvres du blastopore, s'ajoute à la partie postérieure de l'embryon et se fusionne avec le bourgeon caudal. Cette masse se différencie plus tard, comme le bourgeon caudal, en tissu nerveux et en protovertèbres, mais, pendant longtemps, l'axe nerveux et l'endoderme restent unis sur la ligne médiane, ainsi que cela s'observe en arrière de la vésicule de Kupffer au stade H.

DEUXIÈME PARTIE

Dans la première partie de ce travail, j'ai décrit successivement l'aspect des coupes longitudinales et transversales des embryons aux différents stades, depuis la formation de l'écusson embryonnaire, jusqu'à la fermeture du blastoderme. J'ai indiqué, pour chaque stade, l'apparition des nouveaux organes et la transformation des organes déjà existants. Cette méthode chronologique, qui présente de grands avantages pour suivre les progrès du développement de l'embryon, ne renseigne que d'une manière imparfaite sur l'évolution de chaque système, de chaque organe en particulier. Les divisions purement artificielles en stades, qu'on est obligé d'établir pour la commodité de l'exposition, font qu'on néglige de décrire les modifications dont les organes sont le siège dans l'intervalle de deux stades consécutifs. Il est donc de toute nécessité, après avoir donné le mode de développement de l'embryon, de considérer les transformations de chaque organe, c'est-à-dire de faire l'organogénie de l'embryon.

Je passerai rapidement en revue l'évolution des trois feuillets en énumérant les organes auxquels chacun d'eux donne naissance et en complétant l'histoire du développement de ces organes. Je discuterai également à propos de chacun d'eux les opinions des différents auteurs, n'ayant exposé dans les chapitres précédents que le résultat de mes propres recherches.

VII. — L'ECTODERME ET SES DÉRIVÉS

De même que chez les autres Vertébrés, l'ectoderme des Poissons osseux donne naissance à l'épiderme, au système nerveux central et aux organes des sens spéciaux.

L'ectoderme est formé, dès le début, de deux couches de cellules ; la couche supérieure (*lame enveloppante, lame recouvrante, lame épidermique, lame cornée, lame limitante*) est constituée par une seule rangée de cellules qui se différencient de très bonne heure, ainsi que nous l'avons déjà vu dans l'étude de la segmentation. Cette couche ne prend pas part à la

réflexion de l'ectoderme pour constituer l'endoderme primaire, ni à la formation de l'axe nerveux; elle reste toujours appliquée sur la couche profonde de l'ectoderme. On peut la suivre pendant tout le développement de l'embryon; elle s'amincit de plus en plus et forme à la surface de la peau du jeune Poisson une membrane nucléée excessivement mince.

La couche profonde de l'ectoderme est au contraire constituée, dès son apparition, par plusieurs rangées de cellules et peut être désignée, avec la plupart des auteurs, sous le nom de *lamé nerveuse*, ou, avec Gætte (60), sous le nom de *couche fondamentale de l'ectoderme*. C'est, en effet, à ses dépens que se développent le système nerveux central et les organes des sens spéciaux.

L'existence de la lame enveloppante n'est pas propre aux Poissons osseux. Reichert (142) l'a décrite le premier chez la Grenouille; Salensky (163) l'a vue chez le Sterlet et Balfour (10) chez le Lépidostée. Chez ces animaux elle est également constituée de très bonne heure par une couche unique de cellules, qui s'aplatissent pour former une lamelle très mince. Mais, tandis que, chez les Amphibiens anoures et le Sterlet, cette couche entre dans la constitution du système nerveux central, elle demeure étrangère à cette formation chez le Lépidostée et les Téléostéens.

La lame enveloppante manque, ou du moins n'a pas encore été signalée chez les Plagiostomes, les Cyclostomes, les Amphibiens urodèles, les Reptiles et les Oiseaux. Chez les Mammifères on la retrouve avec une existence transitoire. La couche que Rauber (136) a décrite chez le Lapin et qu'on désigne sous le nom de *couche de Rauber* peut, en effet, être assimilée à la lame enveloppante des Vertébrés inférieurs. Cette couche, qui n'est que la partie de la vésicule blastodermique recouvrant le *reste vitellin* de Bischoff, ne constitue pas l'ectoderme, comme on le croyait autrefois, avant les recherches de Rauber, de Lieberkühn (115), de Hensen (77), de Kœlliker (97 bis) et de Heape (66). L'ectoderme proprement dit et l'endoderme proviennent de la masse interne des cellules blastodermiques. La couche de Rauber, qui recouvre l'ectoderme, disparaît de bonne heure chez le Lapin, soit par résorption, soit plus probablement par intégration dans l'ectoderme. Mais, chez

d'autres Mammifères, elle prend un développement plus ou moins considérable, permanent ou temporaire, et constitue d'après Kupffer (105), Selenka (175, 176) et Heape, le suspenseur de l'œuf de certains Rongeurs, Souris, Rat, Campagnol, Cochon d'Inde.

Le reste vitellin de Bischoff me semble entièrement comparable au germe segmenté des Téléostéens après la formation de la lame enveloppante. C'est, en effet, aux dépens du germe et du reste vitellin que se constituent les feuillets primaires, tandis que la couche enveloppante et la couche de Rauber ne prennent pas part à la formation de ces feuillets.

Balfour (9) divise les Vertébrés en deux groupes au point de vue de la constitution de leur ectoderme : un groupe nombreux dont l'ectoderme n'est formé que par une seule couche de cellules ; un petit groupe dont l'ectoderme comprend deux couches. Il pense que l'état monoblastique est la condition primordiale de l'ectoderme, tandis que l'état diblastique répond à une différenciation produite à une période très précoce du développement.

La couche profonde de l'ectoderme, qui, à la fin de la segmentation, forme le toit de la cavité germinative, n'est constituée, en tant que feuillet, qu'au moment où prend naissance l'endoderme primaire par réflexion du blastoderme. Cette couche, composée de plusieurs rangées de cellules arrondies, prend un grand développement au niveau du rudiment embryonnaire, tandis qu'elle s'amincit et se réduit à une seule rangée de cellules sur le reste du blastoderme, excepté cependant dans le bourrelet blastodermique. Elle donne naissance à l'épiderme de l'embryon et à l'enveloppe du sac vitellin.

L'ectoderme proprement dit prolifère sur la ligne axiale de l'embryon pour produire l'ébauche du système nerveux central ; sur les côtés, il tend, au contraire, à s'amincir au fur et à mesure que l'embryon se développe, pour ne plus être formé, au stade H, que par une seule rangée de cellules épidermiques, recouvertes par la lame enveloppante. Au niveau de l'embryon, les cellules épidermiques sont cylindriques, sauf dans la partie située au-dessus de l'axe nerveux ; en ce point, elles sont aplaties jusqu'au stade G, c'est-à-dire tant que l'axe nerveux conserve des rapports avec la couche profonde de l'ectoderme.

Lorsqu'au contraire l'axe nerveux s'est complètement séparé de cette couche, les cellules épidermiques, qui le recouvrent, prennent une forme cylindrique.

Une semblable disposition s'observe chez le Poulet, même quelque temps après que le système nerveux s'est bien différencié de l'épiderme. Dans les parties extra-embryonnaires les cellules épidermiques sont aplaties, comme celles de la couche enveloppante, mais moins que ces dernières.

Au stade H, de chaque côté du corps de l'embryon, au niveau des masses protovertébrales, l'épiderme présente un renflement à saillie interne. Les cellules, en ce point, sont plus allongées dans le sens vertical que dans le reste de la couche. Ce renflement est, ainsi que nous l'avons déjà vu, le rudiment du canal de la ligne latérale, qui n'existe d'abord que dans la région antérieure de l'embryon (Planches, fig. 105, *lt*). Balfour (9) avait déjà constaté cette bande linéaire d'épiderme modifié chez le Saumon, mais seulement au moment de l'éclosion. C. K. Hoffmann (90) l'a vue également à un stade moins avancé du développement. Il décrit et figure sa première apparition sous forme d'une prolifération locale des cellules épidermiques. J. Beard (14) a bien suivi le développement de la ligne latérale et la fait provenir d'un cordon cellulaire qui se détache de la couche profonde de l'ectoderme, d'abord dans la région cervicale pour s'étendre ensuite en arrière dans toute la longueur du corps; mais cet auteur ne paraît pas avoir vu le début de la formation de cet organe. Un mode semblable de développement de la ligne latérale a été signalé par Semper (177) et Balfour (8) chez les Plagiostomes et par Gøtte (59) chez le *Bombinator*.

Système nerveux. — Les premiers observateurs qui se sont occupés du développement du système nerveux des Poissons osseux, Rathke, Baer, Vogt, Lereboullet, Stricker, pensaient que l'axe cérébro-spinal se formait comme celui des Amphibiens et des Amniotes par un épaississement du feuillet externe et l'apparition d'une gouttière qui se fermait sur la face dorsale de l'embryon de manière à constituer un tube.

Kupffer (104), le premier, reconnut que le système nerveux central des Téléostéens est au début une formation solide de

l'ectoderme. Il vit qu'il se produit bien à un moment donné un sillon superficiel, comme chez les autres Vertébrés, mais que ce sillon n'a qu'une existence temporaire et superficielle, que ses bords ne se rejoignent pas, et que l'axe nerveux est primitivement un cordon plein, ayant inférieurement la forme d'une carène qui s'enfonce comme un coin dans le vitellus. Götte (60), Schapringer (165), Weil (195), Oellacher (123), Hoffmann (89) confirmèrent la découverte de Kupffer. Götte montra que l'apparition du sillon superficiel et celle de la carène nerveuse sont simultanées.

Oellacher admet que la couche profonde de l'ectoderme, le feuillet sensoriel, ne prend pas part à la formation de l'épiderme et donne naissance au système nerveux central. Celui-ci apparaît sous forme d'un *cordon axial* (Axenstrang) dans lequel les cellules ont une disposition en couches concentriques et qui s'étend dans toute la longueur de l'embryon. Dans ce cordon, les couches des cellules du feuillet sensoriel se continuent avec les couches des cellules non encore différenciées du feuillet profond; il n'y a, à ce niveau, aucune ligne de démarcation entre l'ectoderme et la masse qui donnera le feuillet moyen et l'endoderme. Le cordon axial se termine en arrière dans le bourgeon caudal, dans lequel il n'y a aucune différenciation de feuillets. A la surface de l'écusson embryonnaire, en avant du bourgeon caudal, il existe un sillon longitudinal médian, le sillon médullaire, qui s'étend au-dessus du cordon axial. Celui-ci fait saillie à la face inférieure de l'embryon et constitue une carène qui s'enfonce dans le vitellus. Le sillon superficiel s'étend en avant et devient plus profond à mesure que le cordon axial prend lui-même un plus grand développement dans le sens postéro-antérieur et s'épaissit verticalement. Dans le cordon axial, Oellacher distingue trois parties : une partie céphalique, une partie caudale et entre les deux une partie qui correspond au tronc de l'embryon. Plus tard, le cordon axial se divise horizontalement en deux portions, l'une supérieure en rapport avec le feuillet sensoriel et qui constitue l'axe nerveux, l'autre inférieure, formée par un groupe arrondi de cellules et qui représente la corde dorsale.

Pour Romiti (148) et Calberla (31), le développement du système nerveux des Poissons osseux se ferait par un pro-

cessus identique à celui qu'on observe chez les autres Vertébrés, c'est-à-dire par une invagination de la couche superficielle de l'ectoderme. Calberla a fait porter ses recherches sur le Syngnathe et le Saumon, ainsi que sur la Lamproie. Chez le Syngnathe, les cellules de la lame enveloppante sont assez grosses et prismatiques ; au fond du sillon médullaire on observe une double rangée de ces cellules, qui s'enfoncent verticalement dans la carène nerveuse. Il se produirait, d'après cet auteur, une sorte de plissement de l'ectoderme qui emprisonnerait ainsi les cellules de la couche superficielle. L'invagination de l'axe nerveux, au lieu de se faire, comme chez les autres Vertébrés, sous forme d'une gouttière, dont les bords se rapprochent pour constituer un canal, se ferait sous forme d'un simple pli ; la gouttière serait comme écrasée latéralement.

Gøtte (60) repousse, avec juste raison, la manière de voir de Calberla. Pour lui, l'axe nerveux est bien un cordon solide creusé à sa partie supérieure d'un sillon superficiel représentant le sillon médullaire. Le sillon se ferme par un plissement latéral de la couche ectodermique, mais sans emprisonner la lame enveloppante, qui passe comme un pont au-dessus du sillon.

His (85) admet, comme Calberla, la formation d'un pli d'invagination, et il donne dans sa figure 7 le schéma de la formation de l'axe nerveux. Les deux moitiés du pli d'invagination s'appliqueraient exactement l'un contre l'autre, de sorte que la lumière du canal serait remplacée par une ligne verticale. Le canal médullaire résulterait ultérieurement de la séparation des deux moitiés du sillon.

C.-K. Hoffmann (89) adopte pour la formation du système nerveux l'opinion de Gøtte. Il se forme sur la ligne médiane de l'embryon une carène ectodermique, présentant à la partie supérieure un sillon superficiel, au-dessus duquel la lame enveloppante passe comme un pont. Hoffmann n'a jamais vu se produire de pli d'invagination : les cellules au-dessous du sillon médullaire sont serrées les unes contre les autres comme dans les autres parties de l'embryon.

Ziegler (200) a une opinion intermédiaire entre celle de Gøtte et celle de His ; il admet une invagination de l'ectoderme sous forme de pli fermé, invagination à laquelle la lame enveloppante ne semble pas prendre part.

Enfin Goronowitsch (57), qui a publié, en 1884, un mémoire important sur la question, décrit la formation successive de deux sillons dorsaux dans la région médullaire. Le premier sillon coïncide avec l'apparition de la lame médullaire, constituée au début par une partie médiane mince et par deux parties latérales épaisses. Le premier sillon disparaît bientôt par suite de l'épaississement progressif de la région médiane. Le second sillon, qui apparaît plus tard, résulte d'une invagination de la surface de la lame médullaire; il persiste plus longtemps que le premier sillon, et, dans la région céphalique, présente deux fossettes, l'une antérieure ovale, l'autre postérieure irrégulièrement rhomboïdale, et correspondant, la première au cerveau antérieur, la seconde au cerveau postérieur. La lame enveloppante passe au-dessus du second sillon. Le plancher de ce sillon est formé par une masse de cellules arrondies qui sont nettement distinctes des autres cellules de la carène médullaire; un certain nombre de ces cellules superficielles pénètrent dans le tissu central de la carène.

Avant d'aborder la discussion des différentes manières de voir des auteurs que je viens de citer, il me reste à exposer les idées de Kupffer (106) relatives au développement de l'embryon et en particulier du système nerveux. Les figures que Kupffer donne des premiers stades du développement de la Truite diffèrent énormément de celles de ses devanciers. Suivant cet auteur, au huitième jour de l'incubation, c'est-à-dire au stade C, le blastoderme présente en un point de sa circonférence une petite saillie proéminente, qui est le bourgeon caudal d'Oellacher; en avant de celui-ci, se trouve un épaississement blastodermique, l'écusson embryonnaire de tous les auteurs, mais qui, pour Kupffer, n'appartient pas encore à l'embryon. Bientôt, il se produit en avant du bourgeon caudal, sur la ligne médiane de l'écusson, une invagination sous forme d'un sillon longitudinal; puis apparaît un autre sillon perpendiculaire au premier, mais dont l'existence est temporaire. Il ne reste plus que le sillon longitudinal (*gouttière primitive*, Primitivrinne) qui s'allonge en même temps que l'écusson blastodermique. Les bords de la gouttière primitive se réunissent en avant du bourgeon caudal et forment un cordon axial médian, que Kupffer considère comme une *ligne primi-*

tive (Achsenstreif oder Primitivstreif). Ce cordon axial ou ligne primitive est le résultat d'une invagination ectodermique. Vers le commencement du onzième jour, la gouttière primitive a disparu et la bandelette axiale, qui s'est élargie dans sa partie antérieure, occupe la ligne médiane de l'embryon. La disparition de la gouttière primitive coïncide avec le moment où le blastoderme a recouvert une moitié du vitellus. A ce stade, qui correspond à notre stade F, il n'y a pas encore trace d'embryon. « Es gibt also, dit Kupffer, einen Zeitpunct in der Entwicklung des Forellencies, wo äusserlich jede Spur der Einstülpung, die sich zuerst als tiefe Grube mit vorherrschend querer Dimension, dann als longitudinale Primitivrinne zeigt, verschwunden ist, ohne dass sich ein Embryo mit Kopftheil und Metameren des Rumpfes erblicken liesse. »

Pour Kupffer l'embryon se forme d'une manière indépendante de ce qu'il considère comme une ligne primitive ; la tête apparaît d'abord en avant de l'extrémité antérieure de la bandelette axiale : elle consiste dans le rudiment du cerveau, des yeux et d'une paire d'arcs branchiaux ; elle se continue avec la bandelette axiale, dont elle est séparée par une constriction. Les protovertèbres, qui apparaissent ensuite, se développent en dehors de la bandelette axiale ; la moelle au contraire se forme dans cette bandelette et est en continuité avec le cerveau. En résumé, pour Kupffer, l'embryon des Poissons osseux ne se forme pas, comme on l'a admis jusqu'à présent, directement au contact du bourrelet blastodermique ; son apparition est précédée de celle d'une ligne primitive résultant d'une invagination linéaire de la surface du blastoderme, et c'est à l'extrémité antérieure de cette ligne primitive que se développe l'embryon, la tête apparaissant la première.

Kupffer n'a pas encore figuré ni décrit les coupes qu'il a faites des embryons qu'il a étudiés ; il serait intéressant de savoir comment il peut concilier sa théorie avec les résultats que donnent les coupes transversales et longitudinales des premiers stades embryonnaires, résultats que j'ai exposés dans le précédent chapitre. Nous avons vu, en effet, que, dès le stade D, la corde dorsale était déjà différenciée en avant du bourgeon caudal, et qu'à la fin du stade E, avant que le blastoderme ait atteint l'équateur de l'œuf, à un moment, par conséquent, où

pour Kupffer il n'existe pas encore d'embryon, on trouvait des protovertèbres formées de chaque côté du sillon médullaire, dans la région médiane de la prétendue ligne primitive. Il n'est pas du reste nécessaire de pratiquer des coupes pour constater l'existence de ces protovertèbres. Il suffit d'examiner par transparence un embryon de la fin du stade E, détaché du vitellus, coloré et monté dans le baume du Canada, pour apercevoir nettement les somites sous forme de masses rectangulaires bien différenciées. Cette simple observation suffit, je crois, pour réduire à néant l'hypothèse de Kupffer.

On sait, en effet, que chez les Mammifères et les Oiseaux, où la ligne primitive est bien développée, et même chez les Reptiles, où cet organe existe à l'état rudimentaire (d'après Balfour (9) et Strahl (181-184), les protovertèbres n'apparaissent que dans la région embryonnaire, et qu'il ne s'en forme jamais au niveau de la ligne primitive, tant que celle-ci reste visible, et n'est pas englobée par la partie postérieure de l'axe nerveux. Il en est de même de la corde dorsale, qui, chez ces mêmes animaux, n'existe jamais qu'en avant de la ligne primitive. A moins d'admettre que l'embryogénie des Poissons osseux diffère complètement de celle des autres Vertébrés, et que chez des animaux, des somites peuvent se développer de chaque côté de la ligne primitive, avant même la formation de la tête de l'embryon, on est obligé de reconnaître que Kupffer, entraîné par des vues théoriques, a commis une grossière erreur d'observation. Cette erreur est d'autant moins explicable, qu'on doit à cet habile embryogéniste des découvertes très importantes, relatives au développement des Vertébrés.

Si Kupffer s'est trompé dans l'interprétation des premiers stades du développement, est-ce à dire que toute sa théorie doit être rejetée ? Je ne le crois pas, et j'établirai plus loin qu'on peut admettre, chez les Poissons osseux, l'existence d'une ligne primitive rudimentaire ayant avec l'embryon les mêmes rapports que chez les Vertébrés supérieurs. Mais avant d'exposer les faits en faveur de cette hypothèse, il convient de considérer le développement général du système nerveux.

Le sillon longitudinal qui apparaît à la surface de l'écusson embryonnaire, sur la ligne médiane, correspond bien, comme l'admettent tous les auteurs, sauf Kupffer, à la gouttière ner-

veuse des autres Vertébrés. Ce qui caractérise les Téléostéens, comme les Cyclostomes et le Lépidostée, c'est que cette gouttière disparaît de bonne heure par un processus spécial. Les bords du sillon ne se rapprochent pas par leur partie supérieure, pour former un canal, ni ne s'accolent pas par leur face interne pour constituer une fente linéaire, comme l'a dit le premier Calberla ; ils se rapprochent par leur partie profonde, de sorte que le fond de la gouttière est soulevé et arrive finalement au même niveau que les bords. Il y a donc là évagination plutôt qu'invagination.

Lorsque le sillon longitudinal prend naissance au stade C, il a la forme d'un V dont la pointe est en contact avec le bourgeon caudal. Peu à peu ses bords se rapprochent, deviennent parallèles et se fusionnent à la partie antérieure de l'embryon ; puis le sillon devient de moins en moins profond et disparaît de la partie caudale à la partie céphalique de l'embryon. Les coupes transversales de ces différents stades, montrent bien le rapprochement des bords du sillon et l'épaississement progressif de l'ectoderme sur la ligne médiane. Elles montrent en outre que les rangées de cellules ectodermiques, disposées primitivement suivant des courbes à convexité inférieure, se redressent de la profondeur vers la surface et finissent par former des courbes à convexité supérieure. Pour comprendre le processus de l'effacement de la gouttière médullaire, on peut comparer les bords du sillon à deux vagues qui, poussées l'une contre l'autre, se fusionnent par leur base sans déferler, pour constituer une vague unique. La vague résultant ainsi de la fusion des deux autres est l'axe nerveux, qui est constitué alors par une masse cellulaire pleine, présentant à sa partie supérieure un sillon peu profond et étroit, reste du sillon primitif ; ce sillon disparaît complètement au stade F ou au stade G.

Je ne pense pas qu'on puisse admettre, avec Goronowitsch, la formation successive de deux sillons. Le second sillon qui, d'après cet auteur, résulterait d'une invagination de la couche superficielle de la lame médullaire, n'est que le sillon primitif rétréci.

Sur des embryons durcis par l'acide chromique, le sillon médullaire rétréci, aux stades D et F, paraît beaucoup plus profond que lorsqu'il est encore largement étalé au stade C. Cette

apparence est due à une altération des tissus embryonnaires par le réactif durcissant. Ainsi que je l'ai déjà dit, les cellules embryonnaires se multiplient activement sur la ligne médiane de l'embryon, au point où l'ectoderme s'épaissit pour constituer la carène nerveuse. Cette prolifération cellulaire se traduit par la présence de nombreuses figures cytodierétiques, principalement à la partie supérieure de la lame médullaire. L'acide chromique détruisant en grande partie ces cellules en voie de cytodierèse, il en résulte un effondrement au fond du sillon qui paraît alors beaucoup plus profond qu'il n'est réellement. Goronowitsch a fidèlement représenté l'aspect des coupes pratiquées sur des embryons traités ainsi par l'acide chromique. Les cellules vésiculeuses qu'il signale sur le plancher du sillon médullaire sont précisément des cellules en cytodierèse. Quand on traite les embryons par l'acide osmique ou le liquide de Kleinenberg, tous les éléments cellulaires sont bien conservés, et le sillon médullaire est, dans ce cas, à peine indiqué sur les coupes transversales.

C'est aussi la destruction des cellules superficielles de la lame médullaire qui fait que la lame enveloppante semble passer comme un pont d'un bord du sillon à l'autre. Les cellules de cette lame résistent, en effet, bien mieux à l'action de l'acide chromique que les cellules embryonnaires; ce sont des éléments différenciés depuis longtemps, ayant déjà subi un commencement de kératinisation. Sur les embryons bien fixés, j'ai toujours vu la lame enveloppante exactement accolée à la surface de l'ectoderme, et tapisser le fond du sillon médullaire, comme l'avait figuré Oellacher.

J'ai indiqué, en décrivant la forme extérieure des embryons, l'apparition à la surface de l'axe nerveux d'un sillon transversal et de fossettes dont j'ai donné la signification; ces productions, toutes superficielles et accusées sur les embryons durcis par l'acide chromique, de la même manière que le sillon longitudinal, représentent les vésicules cérébrales primaires. L'axe nerveux est alors très large et très épais à la partie antérieure de l'embryon. Il se rétrécit et s'amincit de plus en plus d'avant en arrière.

Le système nerveux, comme du reste tout l'ectoderme, est toujours, sauf en avant du bourgeon caudal, nettement délimité

des feuillets sous-jacents. Telle n'est pas l'opinion d'Oellacher, qui admet, ainsi que nous l'avons vu, qu'au début les feuillets externe et moyen, ou plutôt la partie inférieure du système nerveux et la corde dorsale sont confondues dans toute la longueur du cordon axial. J'ai montré, en parlant des coupes des stades C et D, que le cordon axial était traversé, en avant du bourgeon caudal, par une ligne qui est le vestige de la cavité germinative. Oellacher n'a pas vu cette ligne et a été induit en erreur par la disposition caractéristique des cellules embryonnaires en couches concentriques, l'une des moitiés de chaque cercle se trouvant dans l'axe nerveux, l'autre dans le feuillet inférieur. Cette disposition résulte du mode de formation de l'endoderme primaire.

Avant la formation de l'écusson embryonnaire, dès le stade A, l'ectoderme est épaissi sur la ligne médiane du futur embryon. Les cellules, en ce point, sont disposées en couches superposées, décrivant des arcs de cercle à convexité supérieure, et dont le centre est l'axe même de l'embryon. Cette structure se retrouve au bord du bourrelet blastodermique, où se produit la réflexion de l'ectoderme.

Dans la couche réfléchie, les cellules conservent la même disposition, mais alors les couches en arc de cercle sont renversées et ont leur convexité dirigée vers leur vitellus. Les arcs de cercle de l'endoderme primaire et ceux de l'ectoderme ont une base commune qui est la cavité germinative, réduite à une cavité virtuelle. L'ensemble de ces deux formations, symétriques par rapport au plan horizontal qui sépare l'ectoderme de l'endoderme, constitue le cordon axial.

La symétrie des deux moitiés du cordon axial persiste jusqu'à la différenciation de la corde dorsale. A ce moment la moitié inférieure devient un cordon dont les cellules changent d'aspect et se groupent d'une manière particulière, mais la moitié supérieure conserve longtemps, dans l'axe nerveux, sa structure primitive.

L'axe nerveux n'est d'abord qu'un épaississement de l'ectoderme et il est impossible de déterminer, sur des coupes transversales ses limites latérales. A mesure que l'épaississement s'accroît, sur la ligne médiane de l'embryon, pour constituer la carène nerveuse, il devient plus facile de distinguer dans le

feuillet externe ce qui appartient à l'axe nerveux et ce qui forme l'ectoderme proprement dit. Mais cette distinction n'est possible que pour la partie inférieure du système nerveux, qui pénètre comme un coin entre les deux masses mésodermiques. La partie supérieure de l'axe nerveux est encore, en effet, largement unie à l'ectoderme et il n'existe aucune limite entre les cellules ectodermiques et les futures cellules nerveuses.

C. K. Hoffmann (89) décrit cependant et figure, sur des coupes correspondant à peu près aux stades E et F, une couche ectodermique bien nette, formée d'une seule rangée de cellules, située au-dessous de la couche enveloppante de cellules, et s'étendant à la surface des masses mésodermiques et au-dessus de l'axe nerveux. Cette couche serait la couche fondamentale de l'épiderme; ses cellules appartiennent au type de l'épithélium cylindrique tandis que les cellules de l'axe nerveux sous-jacent sont aplaties. Leur grand axe étant dirigé parallèlement à la surface de l'embryon et perpendiculairement à l'axe de celui-ci.

Les meilleures coupes du stade F sont loin de donner des images aussi nettes que celles qui ont été représentées par Hoffmann. Au-dessus de la couche enveloppante, à la partie supérieure de l'axe nerveux, on trouve bien des cellules moins aplaties que les cellules profondes, mais il existe toutes les transitions possibles entre ces dernières et les premières. A ce stade, l'axe nerveux n'est donc pas encore séparé de l'ectoderme, dans sa partie supérieure et médiane. Mais la séparation est en train de s'effectuer sur les côtés de l'axe. (Planches, fig. 95.)

De chaque côté de la carène nerveuse, au point où celle-ci s'enfonce entre les lames mésodermiques, on voit une ligne claire qui part de la face inférieure de l'ectoderme et qui s'avance de bas en haut et de dehors en dedans, vers le plan médian de l'embryon. Cette ligne courbe à convexité externe s'arrête à deux ou trois rangées de cellules de la surface supérieure de l'ectoderme. Elle sépare les cellules aplaties de l'axe nerveux des cellules ectodermiques polygonales. En dehors de la ligne claire existe, dans la région du cerveau postérieur, un épaississement ectodermique correspondant à une petite dépression superficielle. Les cellules de cet épaississement, qui deviendra la vésicule auditive, sont disposées en trois couches. Les cellules de la couche profonde sont allongées, à grand axe perpendiculaire à

la surface de l'ectoderme, et dirigées vers le fond de la dépression superficielle; les cellules des deux autres couches sont plus petites, polygonales et irrégulièrement disposées. La vésicule auditive est en continuité, dans sa partie externe, avec la couche épidermique de l'ectoderme formée d'un seul rang de cellules (Planches, fig. 95 *va*).

Les lignes de séparation de l'ectoderme et de l'axe nerveux s'avancent à la rencontre l'une de l'autre au-dessous de la rangée superficielle des cellules ectodermiques et, lorsqu'elles se sont rejoint sur la ligne médiane, le système nerveux central est alors séparé et nettement différencié de l'ectoderme. Cette séparation définitive ne s'observe qu'au stade G et non aux stades précédents, comme le veut Hoffmann.

La séparation du système nerveux central de l'ectoderme a lieu d'abord dans la région céphalique et se continue d'avant en arrière, jusqu'au niveau de la vésicule de Kupffer. J'ai déjà décrit, à propos du stade H, les rapports que présentent les différents feuillets en avant, au milieu et en arrière de la vésicule de Kupffer. J'ai montré que la corde dorsale ne commence à se différencier de l'endoderme primaire qu'en avant de la vésicule, que celle-ci est contenue dans l'épaisseur du feuillet interne, et qu'au-dessus d'elle l'ectoderme est immédiatement en contact avec l'endoderme. Si l'on compare les coupes de cette région (Planches, fig. 102 et 107) à des coupes pratiquées à travers la partie postérieure d'un embryon d'Oiseau (Oie, Perroquet) ou de Reptile (Lézard), dans la région du canal neurentérique, on est frappé de la ressemblance qui existe dans la disposition des feuillets blastodermiques. On ne trouve plus en ce point de limite nette entre l'ectoderme et l'endoderme, et la seule différence entre les Téléostéens et les Sauropsides, c'est que chez ces derniers il existe une communication entre le tube digestif et le canal médullaire, tandis que, chez les Poissons osseux, l'axe nerveux étant primitivement solide, il ne s'établit entre cet axe et l'intestin qu'une simple relation de contact. Nous verrons, en effet, que la vésicule de Kupffer est le premier vestige de la partie postérieure de l'intestin moyen.

La région de la vésicule de Kupffer correspond donc chez les Poissons osseux à la région du canal neurentérique des Verté-

brés supérieurs. Déjà Balfour (9) avait remarqué qu'à l'extrémité postérieure de l'embryon du Lépidostée, la partie axiale de l'endoderme, la corde dorsale et le cordon ectodermique qui représente l'axe nerveux, se confondent, et il avait assimilé le produit de leur fusion au canal neurentérique de l'*Amphioxus*, des Plagiostomes, des Amphibiens, des Sauropsides et des Mammifères. C. K. Hoffmann admet aussi cette analogie pour les Poissons osseux bien qu'il n'ait pas constaté l'existence de la vésicule de Kupffer chez les Salmonides, ni, dit-il, de véritable canal neurentérique.

S'il n'y a pas chez les Téléostéens, de véritable canal faisant communiquer la cavité de l'intestin avec celle du système nerveux central, c'est que cette dernière n'existe pas et ne se forme que tardivement. Elle n'apparaît que vers la fin du stade G et dans la partie antérieure de l'embryon seulement; dans la partie postérieure, surtout au niveau de la vésicule de Kupffer, la cavité du système nerveux ne se forme qu'après la fermeture du blastoderme.

Oellacher (123) admet que la cavité de l'axe nerveux, le canal médullaire, résulte d'une destruction des cellules centrales de cet axe. Ces cellules subissent une sorte de liquéfaction et sont résorbées; à leur place on voit apparaître une cavité irrégulière qui plus tard se régularise pour constituer le canal de l'épendyme. Telle est aussi l'opinion de C. K. Hoffmann. (89) Dans les premiers stades du développement, dit-il, on remarque que les noyaux des cellules du système nerveux se colorent également bien, et que le protoplasma lui-même se colore plus ou moins. A un stade plus avancé, la partie centrale de l'axe nerveux ne prend plus de coloration sous l'influence des réactifs. Avec un fort grossissement on constate une masse finement granuleuse, difficile à décrire, dans laquelle apparaît plus tard une fente. Cette fente provient d'une fluidification de quelques cellules placées sur la ligne médiane.

Pour Schapringer (165) et Weil (195) la cavité du système nerveux résulte d'un simple écartement des cellules situées dans le plan médian. Calberla (31) admet un processus identique; mais comme, suivant lui, il se produit au fond du sillon médullaire une invagination, sous forme de pli, de la couche enveloppante, ce sont les deux moitiés du pli qui s'é-

cartent plus tard et laissent entre elles le canal central du système nerveux.

Ziegler (200) décrit la formation de la cavité d'une manière un peu différente. Les cellules aplaties, qui limitent de chaque côté la carène nerveuse, s'accroissent, et la carène tend à s'allonger. Mais cet allongement ne peut se faire ni vers le bas à cause de la corde dorsale, ni vers le haut à cause de la soudure des deux bourrelets médullaires qui se sont réunis sur la ligne médiane. Les couches externes de l'axe nerveux sont donc obligées de s'infléchir en dehors de chaque côté de la ligne médiane; en s'écartant ainsi elles donnent naissance à une cavité centrale.

L'hypothèse d'Oellacher et de Hoffmann repose sur une altération des tissus par les réactifs. La description qu'ils donnent est parfaitement exacte pour les embryons fixés et durcis par l'acide chromique; mais on n'observe jamais la destruction des cellules centrales de l'axe lorsque l'embryon a été fixé par l'acide osmique ou l'acide picrique. Ces cellules sont pour la plupart en cytodierèse et ne résistent pas à l'action de l'acide chromique, ainsi que je l'ai déjà dit à plusieurs reprises; elles se réduisent en une sorte de masse informe, granuleuse, qui ressemble à un liquide coagulé remplissant une cavité. L'explication de Ziegler est aussi inadmissible; cet auteur a été, ainsi que les précédents, induit en erreur, par sa technique. Ce ne sont pas, en effet, les cellules de la couche extérieure de la carène qui s'accroissent et se multiplient le plus activement, ce sont au contraire les cellules centrales, comme le prouvent les nombreuses figures cytodierétiques qui s'observent dans cette région.

La cavité centrale du système nerveux apparaît d'abord comme une simple ligne sur le plan médian de l'embryon; elle résulte, comme l'avaient bien vu Schapringer et Weil, d'une séparation des cellules.

Ce sont les cellules filles des cellules en voie de division sur la ligne médiane, qui s'écartent les unes des autres, laissant entre elles une cavité virtuelle qui ne devient réelle que plus tard, lorsque, par suite d'un accroissement plus rapide des parties centrales, les deux moitiés de l'axe nerveux s'infléchissent extérieurement vers les plaques mésodermiques. La flexion en

dehors est due à la tension qui existe dans chacune des faces de la fente par suite de la multiplication des cellules. Ziegler a raison de faire jouer un rôle à la corde dorsale et à la partie supérieure de l'embryon, qui, agissant comme deux plans résistants, s'opposent à l'allongement en hauteur de l'axe nerveux. Celui-ci est comparable à un tube en caoutchouc, qui, comprimé entre deux surfaces rigides, et soumis à une pression interne, ne peut augmenter de diamètre que parallèlement aux deux surfaces. Mais Ziegler me paraît être dans l'erreur lorsqu'il admet que la tension existe au niveau des couches externes de la cavité nerveuse.

Dans la région médullaire proprement dite de l'embryon, la cavité ne se produit que sur la ligne médiane et s'arrête à une certaine distance de la partie supérieure et de la partie inférieure de la moelle; dans la région céphalique, dans les vésicules cérébrales, la fente se termine inférieurement par un espace triangulaire dont la base, légèrement convexe en dedans, est parallèle au vitellus; supérieurement elle se divise en deux branches qui se dirigent de dedans en dehors en décrivant une courbe à convexité supérieure. Ces deux fentes latérales séparent de la portion dorsale de l'axe nerveux une rangée de cellules qui forme le toit des vésicules (Planches, fig. 104).

Jusqu'à la fermeture du blastoderme, le système nerveux ne subit pas d'autres transformations. Ce n'est que plus tard que se différencient les parties du cerveau dont le développement a été bien étudié par Rabl-Ruckhard. (131.)

Bien qu'il ne rentre pas dans le cadre de mon travail de m'occuper des stades ultérieurs à la fermeture du blastoderme, je rappellerai cependant une observation importante faite par Kupffer, parce qu'elle présente un grand intérêt au point de vue de l'embryogénie générale.

Kupffer (106) a signalé, sur des embryons de Truite de 19 jours, plusieurs jours après la fermeture du blastoderme, une segmentation transversale de la moelle allongée. On peut compter cinq segments : le premier est immédiatement en arrière de l'ébauche du cervelet, le dernier correspond à la partie postérieure des vésicules auditives. Ces segments sont nettement visibles extérieurement à la surface de la moelle; plus tard ils

s'effacent, mais on les retrouve sur les coupes horizontales ou longitudinales.

Je puis confirmer entièrement l'observation de Kupffer. J'ai constaté sur les embryons des stades qu'il indique, et même sur des embryons moins avancés, dès le stade G et avant la fermeture du blastoderme, l'existence des cinq segments au niveau de la moelle allongée. Sur des coupes longitudinales, les segments de l'axe nerveux ont tout à fait l'apparence de protovertèbres. Ils se présentent sous la forme de rectangles allongés dans le sens de la hauteur de l'embryon, exactement contigus et occupant toute l'épaisseur de la moelle. Dans chacun de ces métamères, les cellules ne présentent pas de caractères particuliers et ne sont pas disposées en une couche régulière à la périphérie, comme dans les métamères mésodermiques (Planches, fig. 86, *mn*).

C'est à Kupffer que revient le mérite d'avoir appelé l'attention des embryogénistes sur cette segmentation d'une portion de l'axe nerveux chez l'embryon. Avant lui, cependant, plusieurs auteurs avaient observé cette disposition, mais sans en comprendre l'importance. C'est ainsi que Baer (5) dit que chez le Poulet, au troisième jour, chaque lame de la moelle allongée forme plusieurs plis courts, et qu'au quatrième jour ces plis forment des stries transversales distinctes. Bischoff (23) a représenté planche X, figure 41, une coupe longitudinale de la partie céphalique d'un embryon de Chien de 25 jours, sur laquelle on voit à la face interne du cerveau postérieur sept plis irréguliers; mais cet auteur ne parle pas de cette disposition dans son texte. Remak (146) décrit également, chez le Poulet, du troisième au cinquième jour, sur les parois du cerveau postérieur, cinq à six masses carrées présentant une grande ressemblance avec des protovertèbres, et dont il ignore la signification. Dursy (40) (pl. III, fig. 14) figure, à la face interne du quatrième ventricule d'un embryon de Vache de 65 cent., six plis semblables à ceux que Bischoff a vus chez le Chien; de même que ce dernier auteur, Dursy ne signale pas ce détail dans son ouvrage. Gœtte (59), dans son Atlas, représente la segmentation du quatrième ventricule chez une larve de *Bombinator* (pl. VIII, fig. 151). Dohrn (37) parle de huit à neuf renflements ganglionnaires qu'on voit distinctement au niveau du quatrième ventri-

cule des embryons de Poissons, notamment de la Perche, et il assimile ces renflements aux ganglions de la chaîne nerveuse d'un Articulé. Kœlliker (97) (fig. 539) et Seessel (174) (pl. XXI, fig. 2) représentent, le premier sur un embryon de Lapin de 10 jours, le second sur un embryon de Poulet de 3 jours, la segmentation de la moelle allongée.

Balfour, dans son *Traité d'embryologie* (p. 349, édition anglaise de 1881), signale en ces termes la métamérie du cerveau postérieur : « Sur les côtés se développe, chez le Poulet, une série de constriction transversales qui le divisent en lobes dont le nombre ne paraît pas constant. Le plus antérieur de ces lobes persiste, et sa voûte devient le cervelet. On ignore si d'autres étranglements ont une signification morphologique quelconque. Il s'en produit de plus ou moins semblables chez les Téléostéens. A une époque plus avancée, la moelle allongée présente à sa surface interne, chez les Elasmobranches, une série de lobes qui correspondent aux racines des nerfs vague et glosso-pharyngien, et il se peut que les étranglements plus précoces correspondent naturellement à autant de racines nerveuses ».

Béraneck (21) décrit avec soin et figure dans la planche XXIX de son mémoire, cinq replis médullaires de chaque côté du cerveau postérieur, chez de jeunes embryons de *Lacerta agilis*, et il ajoute que c'est de la première paire de ces replis que part le nerf trijumeau, et que c'est de la troisième paire que part la racine du facial et de l'auditif. Le même auteur (22) a étudié aussi les replis médullaires chez le Poulet. Enfin dans une note récente, Kupffer (107) dit avoir retrouvé la segmentation de la moelle allongée en cinq métamères, sur un embryon d'Épinoche, sur un embryon humain de trois semaines environ, et sur des embryons de Mouton et de Souris. Il a constaté aussi l'existence de deux ou trois métamères dans le cerveau moyen, en avant des métamères de la moelle allongée. Chez de jeunes embryons de *Salamandra atra*, avant la fermeture du blastopore et l'apparition des protovertèbres, il a reconnu que l'ébauche du cerveau présentait huit paires de segments, et que la segmentation se continuait dans la moelle jusqu'au voisinage du blastopore.

J'ajouterai que, sur des coupes longitudinales d'embryons de Lapin de 10 et 12 jours, j'ai observé aussi très nettement les

cinq renflements du cerveau postérieur, mais que je n'ai pas vu les métamères du cerveau moyen.

Il résulte du court historique qui précède qu'on doit admettre aujourd'hui que, chez tous les Vertébrés, le système nerveux central présente, à un certain moment de son développement, une segmentation transversale régulière. Cette segmentation paraît être surtout localisée au niveau de la vésicule cérébrale postérieure; mais elle peut s'observer aussi dans le cerveau moyen et dans la moelle épinière (Salamandre). On doit se demander, avec Kupffer, si cette métamérie est un vestige d'une segmentation primaire de l'axe nerveux, qui existait chez les formes ancestrales des Vertébrés et indique une communauté d'origine avec les Articulés, ou si c'est seulement une disposition secondaire en rapport avec l'origine de certains nerfs.

Il serait, je crois, prématuré de choisir entre ces deux hypothèses. Si l'observation de Kupffer sur la Salamandre prouve que les métamères nerveux apparaissent de très bonne heure, chez les autres Vertébrés nous les voyons se produire assez tardivement et dans une région limitée de l'axe nerveux. Chez la Truite, j'ai constaté l'existence des métamères dès le stade G, c'est-à-dire à un stade précoc, mais au nombre de cinq seulement. Il est donc nécessaire d'examiner avec plus de soin les premiers stades du développement des Vertébrés et de rechercher si les segments se forment de bonne heure et dans toute l'étendue du système nerveux, et si ceux de la région de la moelle allongée ne sont que des métamères plus différenciés, et persistant plus longtemps que les autres, par cela même qu'ils sont l'origine de nerfs importants. A l'appui de cette manière de voir, qui, si elle était confirmée, devrait faire admettre la métamérie primitive du système nerveux, il convient de rappeler que chez certains Poissons, Trigles, Baudroie, Môle, les segments de la moelle allongée persistent à l'âge adulte et constituent ce que les auteurs ont désigné depuis longtemps sous le nom de *lobes accessoires*. Ussow (189), qui a étudié avec soin la structure interne de ces lobes, a vu que chacun d'eux correspond à une disposition particulière des éléments nerveux, qui indique bien qu'il existe chez ces Poissons une métamérie de cette région du système nerveux.

Organes des sens. — Vésicules optiques. — Le développement des yeux ne présente chez les Poissons osseux aucune particularité remarquable. Comme chez tous les autres Vertébrés, les vésicules optiques sont une dépendance du cerveau antérieur et s'en différencient par un processus identique, et à une période plus avancée du développement. L'évolution de ces organes a été bien suivie par les anciens embryogénistes et plus récemment par Schenk (166), Oellacher (123) et C.-K. Hoffmann (90). Je n'ai pu que confirmer les observations de ces auteurs.

Le système nerveux central des Poissons osseux étant, au début, une masse solide sans cavité, les vésicules optiques ne sont aussi primitivement que des expansions solides de l'axe. Chaque vésicule apparaît comme un épaississement latéral mal délimité, à base très large. Cette base se rétrécit de plus en plus, à mesure que l'épaississement augmente, de sorte qu'au stade G, la vésicule est constituée par une masse ovoïde, rattachée par un pédoncule au cerveau antérieur. L'étranglement de la base de la vésicule optique ne se fait pas d'une manière uniforme sur tout le pourtour de cette vésicule : il marche plus rapidement de haut en bas, et d'arrière en avant ; il en résulte que le pédoncule, ou le nerf optique, est d'abord situé à la partie antérieure et inférieure de la vésicule.

La cavité de la vésicule optique se forme à peu près à la même époque et par le même procédé que celle du système nerveux central, par séparation de cellules, surtout de cellules en cytodiérèse. Cette cavité apparaît sous forme d'un croissant à concavité interne, vers la partie interne de la masse pleine de la vésicule ; on l'observe déjà quand il n'y a pas encore de fente dans le cerveau (Planches, fig. 99, *ro*). La fente interne de la vésicule s'étend de proche en proche dans le pédoncule pour se mettre en rapport avec la cavité centrale du cerveau antérieur.

Lorsque la vésicule n'est plus rattachée au cerveau que par un étroit pédoncule, elle a changé de forme ; d'ovoïde qu'elle était, elle est devenue discoïde ; elle s'est aplatie parallèlement au plan longitudinal et vertical de l'embryon. En même temps elle s'est accrue de bas en haut. Il se produit probable-

ment dans son intérieur un déplacement de cellules. La paroi de sa face externe s'épaissit, en effet, tandis que la paroi de sa face interne s'amincit et n'est plus constituée que par une seule couche de cellules. La cavité est alors tout à fait excentrique et très rapprochée de la partie proximale. A ce stade, on distingue nettement dans la vésicule une couche externe épaisse qui est l'origine de la rétine, et une couche interne mince qui sera la zone pigmentaire.

La vésicule optique, primitivement en contact avec le cerveau, s'en sépare par suite de l'interposition d'une couche de tissu mésodermique ; mais elle reste toujours en rapport, dans sa partie inférieure, avec l'axe nerveux par son pédicule, qui subit un déplacement et se rapproche de la partie postérieure de la vésicule. Dès la fin du stade G, l'ectoderme commence à s'épaissir au niveau de la vésicule optique ; ses cellules se multiplient et se disposent en deux ou trois couches sur une certaine étendue. La lame enveloppante ne prend pas part à cette formation qui est l'ébauche du cristallin. L'épaississement ectodermique, d'abord mal limité et recouvrant presque entièrement la face distale de la vésicule, se concentre vers le milieu de cette face ; il constitue alors un bourgeon qui refoule la couche rétinienne et sera plus tard enveloppé par elle (Planches, fig. 103, *cr*). Au moment de la fermeture du blastoderme, la vésicule optique se présente, soit sur des coupes transversales, soit sur des coupes horizontales sous la forme d'un haricot dont le hile correspond au cristallin.

L'œil des Téléostéens présente, dans son développement, les mêmes phases que le système nerveux central : la vésicule optique est d'abord une masse solide qui se creuse ensuite d'une cavité : la couche rétinienne ne provient pas comme chez les autres Vertébrés, d'une invagination de la face distale vers la face proximale ; elle résulte d'une simple délamination. Il en est de même du cristallin qui se forme, non par une invagination, mais par un épaissement solide de l'ectoderme. Il faut aussi remarquer que, de même que chez les Amphibiens et le Lépidostée, la lame enveloppante reste étrangère à la constitution du cristallin, ainsi que Schenk l'avait déjà bien établi.

Vésicules auditives. — Les vésicules auditives apparaissent presque en même temps que les vésicules optiques. Leur place est marquée extérieurement par deux petites fossettes situées aux extrémités du troisième sillon longitudinal, au stade E. Sur des coupes transversales, on constate que, au niveau de ces fossettes, il existe, de chaque côté de la carène nerveuse, un épaississement de la couche ectodermique qui se continue encore sans ligne de démarcation avec la partie supérieure de l'axe nerveux. Je ne pense donc pas qu'on puisse dire avec Hoffmann et Goronowitsch que les vésicules auditives ne proviennent que de la couche fondamentale de l'ectoderme et non de la lame médullaire, puisque, ainsi que je l'ai déjà dit, il est impossible de tracer les limites de celle-ci. C'est seulement par analogie, en se basant sur le développement des vésicules auditives chez les autres Vertébrés, qu'on peut admettre que, chez les Téléostéens, ces organes ne proviennent pas du système nerveux central.

L'épaississement ectodermique, première ébauche de la vésicule auditive, est primitivement tout à fait au contact de la carène nerveuse, au point où elle se détache de l'ectoderme. J'ai déjà décrit la disposition des cellules dans cet épaississement, j'ajouterai que la lame recouvrante passe au-dessus de lui sans entrer dans sa constitution. Bientôt la vésicule auditive se sépare de la couche ectodermique de la même manière que l'axe nerveux central : elle constitue alors une masse pleine, arrondie ; dans l'intérieur apparaît une cavité par simple écartement des cellules ; cette cavité s'agrandit assez rapidement. Au stade H, les parois de la vésicule sont encore formées de deux ou trois couches de cellules allongées disposées radialement (Planches, fig. 404 et 444, *va*).

Système nerveux périphérique. — La question de l'origine des racines des nerfs périphériques et des ganglions spinaux est l'une des moins avancées de l'embryogénie des Vertébrés. Je ne m'occuperai ici que du développement des ganglions, parce qu'au moment de la fermeture du blastoderme, les racines des nerfs ne sont pas encore formées.

Mes observations confirment celles de Balfour (8), pour les

Plagiostomes, de Marshall (119), pour le Poulet, et surtout celles de C.-K. Hoffmann (89), pour les Poissons osseux. Le nerf auditif, ou tout au moins son ganglion, semble être celui qui apparaît le premier. Peu de temps après la formation de la vésicule auditive, à la fin du stade F, lorsque la ligne de séparation de l'ectoderme et de l'axe nerveux a atteint environ la moitié de la distance qui la sépare de la ligne médiane, il se produit sur le côté du cerveau postérieur, une seconde ligne, parallèle à la première et qui découpe, dans la partie supérieure de l'axe nerveux, une petite masse située à la partie interne et inférieure de la vésicule auditive (Planches, fig. 100, *na*). Lorsque le cerveau est complètement détaché de l'ectoderme, la petite masse, qui est l'origine du nerf auditif, reste en relation avec lui et en contact avec la vésicule auditive; elle s'allonge en bas et en dehors de manière à suivre le déplacement de la vésicule auditive, lorsque celle-ci se sépare de l'ectoderme.

De petites masses cellulaires semblables se séparent en divers points de l'axe nerveux, de chaque côté de sa partie supérieure, par le même processus qui donne naissance au nerf auditif. Ces protubérances sont l'origine des différents nerfs crâniens et rachidiens, mais elles restent longtemps sans se développer, c'est-à-dire qu'elles persistent sous forme d'un cordon cellulaire court rattaché à la partie supérieure du système nerveux, et descendant entre ce système et les protovertèbres. Je n'ai pas suivi le développement ultérieur de ces nerfs.

Les nerfs apparaissent donc chez les Téléostéens de la même manière que chez les Plagiostomes. Il se produit de chaque côté de l'axe nerveux une série d'excroissances qui, par leur ensemble, constituent la crête neurale de Marshall. Chez les Plagiostomes (Balfour) (8), le Poulet (Marshall) (119), les Amphibiens (Bedot) (16), la crête neurale se forme, lorsque le sillon médullaire est fermé à la partie supérieure de l'axe nerveux; chez les Téléostéens, les excroissances nerveuses apparaissent lorsque l'axe nerveux est encore uni à l'ectoderme, et dans certains cas il est difficile de savoir si l'excroissance appartient à l'axe ou à l'ectoderme. Les observations faites sur les Téléostéens paraissent établir un trait d'union entre la théorie de Balfour et celle de His (86). Cet auteur admet que les ganglions nerveux naissent d'un repli ectodermique, le sillon

intermédiaire, situé de chaque côté de la gouttière médullaire. On peut, en effet, admettre que suivant les espèces animales et suivant les différents nerfs, les ganglions apparaissent plus ou moins tôt, et se développent soit aux dépens de la lame ectodermique qui est encore en continuité directe avec l'axe nerveux, soit aux dépens de l'axe nerveux lui-même déjà différencié de l'ectoderme. Je rappellerai que Marshall a constaté que chez le Poulet, certains nerfs crâniens apparaissent avant la fermeture de la gouttière nerveuse, tandis que les nerfs spinaux apparaissent après la fermeture de cette gouttière.

VIII. — L'ENDODERME ET SES DÉRIVÉS

L'endoderme ou feuillet interne, aux dépens duquel se formera l'épithélium du tube digestif avec ses dépendances, ne constitue pas au début un feuillet ayant la même valeur morphologique que l'ectoderme. Il n'apparaît, en effet, en tant que feuillet différencié qu'en même temps que le mésoderme. L'endoderme proprement dit, de même que le feuillet moyen, est une formation secondaire; le deuxième feuillet primaire que j'ai désigné sous le nom d'endoderme primaire, n'est qu'une formation temporaire et transitoire destinée à se dédoubler en deux autres feuillets.

J'ai insisté longuement dans un précédent chapitre, sur la formation de l'endoderme primaire, et indiqué l'opinion des différents embryologistes sur ce sujet. Je rappellerai seulement que ce feuillet provient d'une réflexion du bord libre de l'ectoderme dans l'intérieur de la cavité germinative et que, chez certains Poissons, ainsi que l'a bien établi M. von Kowalewski ((103) des cellules, provenant du parablaste, viennent s'ajouter aux cellules ectodermiques pour constituer l'endoderme primaire.

Formé d'abord uniquement par la partie réfléchie du bourrelet blastodermique, l'endoderme primaire, dans la région embryonnaire, s'avance de plus en plus dans l'intérieur de la cavité germinative à mesure que le toit de celle-ci s'amincit et que le germe s'étend à la surface du vitellus. Dès que l'ectoderme, réduit à une mince couche cellulaire dans toute l'étendue du blastoderme, sauf au niveau du bourrelet blasto-

dermique et de l'écusson embryonnaire, s'est épaissi dans ces deux régions, de manière à constituer les parties opaques et saillantes du blastoderme, on le trouve doublé de l'endoderme primaire; c'est-à-dire que ce feuillet existe au niveau du bourrelet blastodermique et de l'écusson embryonnaire.

L'endoderme primaire est formé d'un certain nombre de rangées cellulaires superposées, variant de trois à dix suivant les régions. En décrivant l'aspect des coupes transversales et longitudinales des différents stades, j'ai fait connaître les variations d'épaisseur de ce feuillet, épaisseur qui est, en général, en raison inverse de celle de l'ectoderme.

Les cellules de l'endoderme primaire sont au début disposées sans ordre apparent, sauf sur la ligne médiane de l'embryon, dans le cordon axial, où elles forment des couches concentriques en demi-cercle, ainsi que je l'ai dit à propos de l'ectoderme. Vers la limite antérieure de l'embryon, et sur les parties latérales, les cellules laissent entre elles des lacunes irrégulières surtout au contact du parablaste. Au stade D, les cellules de la couche supérieure de l'endoderme primaire s'allongent dans le sens vertical, deviennent prismatiques et constituent une couche de cellules en palissade analogue à celle décrite par Oellacher à la face inférieure de l'ectoderme. A cette époque, le deuxième feuillet primaire donne simultanément naissance au mésoderme, à la corde dorsale et à l'endoderme secondaire ou définitif. Je considérerai successivement chacune de ces formations.

Mésoderme. — En donnant l'historique des feuillets blastodermiques, j'ai indiqué les diverses opinions émises par les auteurs sur l'origine du mésoderme chez les Poissons osseux.

Les embryogénistes qui font provenir l'endoderme du parablaste considèrent ce que j'ai désigné sous le nom d'endoderme primaire comme représentant le mésoderme. Tels sont Lereboullet, Kupffer, Agassiz et Whitman, Klein, Van Bambeke, von Kowalewski; les uns regardant ce mésoderme comme résultant d'une simple différenciation de l'ectoderme, les autres comme produit par la réflexion de ce feuillet primaire.

Au contraire, les auteurs qui ne font jouer aucun rôle au parablaste dans la formation des feuillets, font en général déri-

ver le mésoderme de l'endoderme ; de ce nombre sont : Rathke, von Baer, Stricker Oellacher, Rienek, Weil, His, Götte, Hoffmann, Kingsley et Conn, Ziegler et Goronowitsch.

Ed. Van Beneden, seul de son opinion, assigne au mésoderme une origine à la fois ectodermique et endodermique.

Je rappellerai que la plupart des embryogénistes qui ont étudié dans ces derniers temps le développement des Vertébrés, se sont appliqués à prouver que le mésoderme dérive de l'endoderme, et que les frères Hertwig (80) ont cherché à établir que le feuillet moyen provenait de replis ou d'invaginations du feuillet interne, généralisant ainsi le processus de formation du troisième feuillet observé par Kowalevsky chez l'*Amphioxus*.

Nous avons vu que, au stade D, apparaissait de chaque côté du cordon axial, en avant du bourgeon caudal, une ligne claire dans l'épaisseur de l'endoderme primaire. Cette ligne, correspondant à une fente virtuelle, progresse d'arrière en avant, et du centre à la périphérie, détachant ainsi, de chaque côté de l'axe longitudinal de l'embryon, une lame pluricellulaire, qui est la lame mésodermique. Les deux lames mésodermiques sont séparées par la corde dorsale provenant du cordon axial. (Planches, fig. 110, *ms*).

Le clivage de l'endoderme primaire se poursuit aux stades E et F, et finit par atteindre le niveau des vésicules optiques ; il s'accentue aussi en arrière jusqu'à l'extrémité postérieure de la vésicule de Kupffer.

Les lames mésodermiques présentent leur maximum de largeur et d'épaisseur dans les portions postérieure et moyenne de l'embryon ; dans la région céphalique elles sont étroites et formées seulement de deux ou trois couches de cellules. Leur développement est en raison inverse de celui de l'ectoderme. Chaque lame remplit exactement l'espace compris entre l'ectoderme, la corde dorsale et l'endoderme secondaire ; sa forme est déterminée par celles que revêtent ces différentes parties.

Dans les deux tiers postérieurs de l'embryon, la lame mésodermique est horizontale, elle est renflée dans sa partie proximale et va en s'amincissant sur les bords de l'embryon, où elle n'est plus constituée, comme les deux autres feuillets, que par une seule rangée de cellules. Son bord externe est mal défini, et paraît se confondre souvent avec l'endoderme. Dans

la région antérieure, la lame mésodermique, moulée pour ainsi dire sur la carène nerveuse, est plus épaisse dans sa partie moyenne qu'à ses extrémités proximale et distale. Dans la partie antérieure de la tête, il n'y a plus de lames mésodermiques. L'endoderme primaire reste directement en contact avec le système nerveux; mais ce feuillet n'a là aussi qu'une existence temporaire. Lorsque la tête se soulève au-dessus du vitellus de manière à devenir libre, cette partie de l'endoderme primaire se transforme entièrement en tissu mésodermique.

Le mésoderme subit pendant son évolution des modifications très importantes que je décrirai dans un chapitre spécial.

Corde dorsale. — La formation de la corde dorsale marche parallèlement à celle des lames mésodermiques.

Au stade D, le groupe des cellules du cordon axial se sépare de l'endoderme primaire par une ligne claire demi-circulaire dont les deux extrémités rejoignent la ligne de séparation de l'ectoderme de l'endoderme primaire. Le cordon axial, ainsi différencié, devient la corde dorsale (Planches, fig. 110, *cd*). Celle-ci apparaît en avant du bourgeon caudal et le processus de différenciation se continue d'arrière en avant. La formation de la corde dorsale est donc, chez les Téléostéens, la même que chez les autres Vertébrés. Tous les auteurs sont, en effet, d'accord pour admettre que la corde dorsale se forme d'arrière en avant.

Les cellules de la corde dorsale conservent d'abord l'aspect et la disposition de celles du cordon axial; il en résulte que la corde dorsale a la forme d'un demi cylindre, situé au dessous de la carène nerveuse. Mais plus tard les cellules se disposent concentriquement autour de l'axe même de la corde dorsale : cet organe devient alors un cordon cylindrique, mais toujours un peu aplati au contact de la carène nerveuse.

La corde dorsale est toujours plus volumineuse à sa partie postérieure que dans sa partie antérieure, où elle se termine en pointe légèrement infléchie vers le vitellus; elle représente dans son ensemble plutôt un cône très allongé qu'un véritable cylindre. Son volume diminue aussi pendant le développement

de l'embryon jusqu'après la fermeture du blastoderme, comme l'ont constaté Hoffmann (89), Ziegler (200) et Gorouowitsch (57). A partir de cette époque elle augmente de volume mais en changeant complètement d'aspect. Durant ces changements de volume, les éléments de la corde dorsale subissent des transformations sur lesquelles les auteurs ne me paraissent pas avoir suffisamment appelé l'attention.

Les cellules, disposées en couches concentriques, sont primitivement légèrement aplaties comme dans le cordon axial, leur grand axe étant dans un plan vertical perpendiculaire à l'axe de l'embryon. Lorsque la corde dorsale commence à s'arrondir, les cellules deviennent polygonales et diminuent de nombre; elles s'aplatissent en même temps dans le sens antéro-postérieur. Il résulte de cette disposition que les coupes longitudinales et les coupes transversales de l'organe ont un aspect tout à fait différent. Sur les premières, on voit des cellules allongées verticalement et pressées les unes contre les autres, présentant une disposition caractéristique, qui permet de reconnaître facilement la corde dorsale au milieu des autres tissus (Planches, fig. 108 et 109, *cd*); dans les secondes, on ne voit que des cellules polygonales un peu plus grandes que les autres cellules embryonnaires.

Quand la corde dorsale diminue de volume, aux stades G et H, l'aspect des coupes longitudinales n'a pas changé, sauf que les cellules sont encore plus aplaties que précédemment; mais, dans les sections transversales, on ne compte plus qu'un très petit nombre de grosses cellules, 5, 6 ou 7, rayonnant autour d'une cellule centrale, ou d'un centre virtuel. Le noyau de ces cellules est périphérique, et deux fois plus gros que celui des autres cellules de l'embryon. Il paraît ainsi se produire une résorption de cellules pendant l'évolution de l'organe; ce sont les cellules centrales et quelques unes des cellules périphériques qui disparaissent. Que deviennent ces cellules? disparaissent-elles véritablement?

Dès que le cordon axial s'est différencié en corde dorsale, ses éléments cessent de se multiplier; on n'y trouve jamais, en effet, de cellules en voie de division; sur des centaines de coupes que j'ai examinées, c'est à peine si j'ai rencontré une ou deux fois une figure cytodierétique dans toute la longueur

de la corde dorsale. Cet organe s'allonge cependant en même temps que l'embryon ; son extrémité postérieure reste en rapport avec la vésicule de Kupffer, son extrémité antérieure est à peu près au niveau de l'extrémité antérieure des vésicules auditives. D'un autre côté, pendant cette augmentation de longueur, les cellules, sur des coupes longitudinales, restent toujours pressés les unes contre les autres, et semblent même plus rapprochées ; ces cellules ne se multipliant pas, on doit se demander comment peut se produire l'accroissement longitudinal de l'organe. Il me semble très probable qu'il se produit dans la corde dorsale des déplacements de cellules, qui font que des cellules, comprises par exemple dans une section transversale, passent dans un plan antérieur ou postérieur. Cette hypothèse rend compte de l'allongement de la corde dorsale, accompagné de la diminution de son épaisseur et de l'augmentation de volume de ses éléments. Mais plus tard, quelque temps après la fermeture du blastoderme, lorsque la corde dorsale augmente de volume, on voit apparaître des figures cytodierétiques à sa périphérie. A ce moment la partie centrale de l'organe est occupée par de grands éléments irréguliers, remplis de larges vacuoles, et leurs noyaux se multiplient à la périphérie pour donner naissance aux petites cellules de la gaine.

La corde dorsale peut donc être considérée comme étant le premier organe de l'embryon, qui se différencie nettement aux dépens des tissus embryonnaires et dont l'évolution est la plus rapide. Bien que cet organe n'apparaisse qu'après le système nerveux central, ses éléments ont revêtu une physionomie toute particulière et présentent déjà des phénomènes de régression, alors que ceux du système nerveux ont conservé tous les caractères embryonnaires et ne se distinguent pas encore des cellules mésodermiques ou endodermiques. Ce fait démontre bien l'ancienneté phylogénique de la corde dorsale.

Les embryogénistes qui se sont occupés du développement des Poissons ont assigné à la corde dorsale les origines les plus diverses. Gœtte (60) admet que, chez les Téléostéens comme chez les Amphibiens, cet organe provient du mésoderme ; c'est aussi à cette opinion que semble se ranger Salensky (163) pour le Sterlet. Oellacher (123) la fait provenir de la partie inférieure

de son cordon axial, qui, selon lui, résulte d'une fusion du mésoderme et de l'ectoderme. Radwaner (132) considère la corde dorsale comme provenant de l'ectoderme. A. Schultz (168), pour les Plagiostomes, pense qu'elle dérive d'une fusion de l'ectoderme et de l'endoderme. Enfin, Calberla (31) la fait se différencier de l'endoderme primaire chez les Salmonides et les Cyclostomes.

L'origine endodermique de la corde dorsale paraît avoir rallié la plupart des embryogénistes modernes, non seulement pour les Poissons, mais aussi pour les autres Vertébrés. Kowalevsky (101) et Hatschek (65) ont nettement établi que chez l'*Amphioxus* la corde dorsale est formée par un repli de l'endoderme. Balfour (8) a vu chez les Plagiostomes la corde dorsale dériver de l'endoderme ; c'est au même résultat que sont arrivés Scott (172) et Shipley (178) pour les Cyclostomes, Kingsley et Conn (98), Hoffmann (89), Ziegler (200) et Goronowitsch (57) pour les Poissons osseux. Mes propres recherches confirment celles de ces derniers auteurs et démontrent que la corde dorsale provient de l'endoderme primaire. Cet organe se sépare de l'endoderme primaire en même temps que les plaques mésodermiques, il a donc la même valeur morphologique que ces dernières, et on peut le considérer comme représentant la partie médiane du mésoderme, ainsi que l'avait bien vu Calberla. La formation simultanée de trois replis endodermiques, chez l'*Amphioxus*, dont le médian devient la corde dorsale et les deux latéraux sont l'origine du mésoderme, prouve que, chez les Téléostéens, le développement de ces parties suit une marche identique ; mais, chez ces animaux, ce sont des masses cellulaires pleines qui se séparent de l'endoderme, tandis que chez l'*Amphioxus*, le mésoderme et la corde dorsale sont des évaginations creuses du feuillet interne.

Endoderme proprement dit. — Lorsque la corde dorsale et les plaques mésodermiques se sont séparées de l'endoderme primaire, il reste en contact avec le parablaste une couche cellulaire qui est l'endoderme définitif ou secondaire et qui devient l'épithélium de la cavité digestive.

Suivant Oellacher (123) l'endoderme est formé de deux ou

trois couches de cellules. Cette constitution de l'endoderme serait, d'après lui, un des caractères qui distinguent les Téléostéens, ou tout au moins la Truite, des autres Vertébrés, chez lesquels le feuillet interne est toujours réduit à une seule couche de cellules. Hoffmann (89) admet, au contraire, que l'endoderme ne comprend, chez les Salmonides, qu'une couche unique de cellules fusiformes et que cette couche ne s'étend pas aussi loin latéralement que les lames mésodermiques. Ziegler (200) dit que le feuillet interne consiste en une couche unicellulaire ou pluricellulaire qui s'étend sur toute la longueur de l'embryon. Goronowitsch (57) partage la même opinion.

La constitution de l'endoderme secondaire varie suivant le stade du développement embryonnaire auquel on le considère, et aussi suivant la région de l'embryon. Au moment de la séparation de la corde dorsale et des lames mésodermiques, l'endoderme secondaire est formé de trois ou quatre couches de cellules et s'étend sur toute la largeur de l'embryon. Le nombre de ces couches va en diminuant aux stades suivants, surtout sur la ligne médiane de l'embryon; il se produit en même temps une sorte de concentration vers la ligne médiane, qui fait que le feuillet interne ne tapisse plus inférieurement les extrémités distales des lames mésodermiques, qui reposent alors directement sur le parablaste. L'observation de Hoffmann est en cela parfaitement exacte. Le retrait de l'endoderme commence au début du stade F, et se fait d'avant en arrière, à partir du niveau des vésicules auditives; mais, à ce moment ce feuillet est encore formé d'au moins deux couches cellulaires de chaque côté de la carène nerveuse. (Planches, fig. 95, cs).

Les cellules de l'endoderme secondaire sont d'abord arrondies ou polyédriques par pression réciproque, comme les autres éléments embryonnaires. Lorsque se produit le retrait du feuillet, les cellules s'allongent dans le sens vertical et se disposent en deux couches engrenées pour ainsi dire l'une dans l'autre. Ce changement de forme ne s'observe qu'au dessous de la région moyenne de chaque lame mésodermique, et dans la partie antérieure de l'embryon. Il résulte de cette disposition que, sur une coupe transversale, l'endoderme se montre formé, au milieu et à ses extrémités, d'une couche

unicellulaire d'éléments légèrement aplatis, tandis que, de chaque côté de la carène embryonnaire, il présente un épaississement constitué par deux rangées de cellules allongées.

C'est au niveau de ces épaississements que se produisent, au stade G, les plis d'invagination de la partie antérieure du tube digestif, au niveau des futures fentes branchiales. La formation de cette portion du canal alimentaire a été bien suivie par Hoffmann et par Ziegler, qui ont établi qu'il se produisait en ce point un repliement de l'endoderme, comme chez les autres Vertébrés, et non un bourgeonnement plein, pénétrant dans le mésoderme, ainsi que le croyait Oellacher. Je dois cependant relever une erreur d'observation commise par Hoffmann, erreur qui l'a conduit à assigner au cœur une origine endodermique.

Les deux replis de l'endoderme apparaissent à une petite distance de chaque bord libre de ce feuillet (Planches, fig. 100, *ri*). D'abord peu marqués, et éloignés l'un de l'autre, ils s'accroissent de plus en plus en se rapprochant du plan médian, longitudinal, de l'embryon. La portion libre de l'endoderme, située en dehors de chaque pli d'invagination, et formée d'une seule rangée de cellules aplaties, diminue progressivement (Planches, fig. 101, *ri*); quand l'invagination est terminée et que les bases des deux plis arrivent au contact sur la ligne médiane, de manière à former inférieurement la partie antérieure de l'intestin moyen, toutes les cellules endodermiques sont entrées dans la constitution des parois de l'intestin. Pour Hoffmann, il reste en dehors des plis d'invagination une rangée de cellules fusiformes, qui ne prennent pas part à la formation du tube digestif, et qui, lors de la fermeture de ce dernier, sont séparées de l'endoderme par les splanchnopleures.

Malgré les recherches les plus attentives, sur des coupes très minces d'embryons bien fixés, je n'ai pu trouver la disposition indiquée par Hoffmann. J'ai toujours vu les cellules endodermiques, en dehors des plis d'invagination, disparaître progressivement par suite de leur pénétration dans l'intérieur de ces plis. Finalement, il ne reste plus à la surface du parablaste que la couche profonde de la splanchnopleure. Il résulte de ce fait que, à la fin du stade H, la paroi du sac vitellin est formée dans la région antérieure de l'embryon, par l'ectoderme et le

mésoderme, et que l'endoderme est complètement séparé de sa surface. Plus tard, l'endoderme se sépare aussi du parablaste, dans le reste de la longueur de l'embryon, de sorte que la masse vitelline est toute entière située en dehors de l'intestin, et comprise entre l'ectoderme, formant la paroi ventrale du sac et les splanchnopleures qui forment sa paroi dorsal. La situation extra-intestinale du sac vitellin avait été déjà constatée par Balfour (9), chez les Salmonides. Les anciens auteurs, von Baer (4) et Lereboullet (112), admettaient, au contraire, une communication entre le sac vitellin et l'intestin; pour le premier, elle avait lieu immédiatement en arrière du foie, pour le second, entre le foie et l'estomac. Hoffmann (89) reconnaît aussi, avec Balfour, que le sac vitellin est sans communication avec l'intestin, mais, d'après lui, sa paroi dorsale serait formée par une couche endodermique. Ziegler (200) a reconnu, comme moi, que cette couche appartient au mésoderme et non à l'endoderme.

Je ne reviendrai pas ici sur le développement des fentes branchiales que j'ai donné en décrivant les coupes du stade H. Mais je dois indiquer la manière dont se comporte l'endoderme en avant de la région de ces fentes.

L'endoderme secondaire n'existe que là où l'endoderme primaire s'est dédoublé en mésoderme et en corde dorsale. Cet endoderme primaire persiste en avant de l'extrémité de la corde dorsale. Dans cette région il devient très difficile de déterminer les limites du feuillet externe et du feuillet interne. Au stade F, les deux feuillets sont confondus sur les côtés de la tête, au niveau du vitellus, au-dessous des vésicules optiques. En arrière de ces vésicules, la fusion persiste, mais il existe de chaque côté du système nerveux une lame mésodermique, peu développée qui s'est détachée du feuillet inférieur; il y a donc en ce point un endoderme secondaire, se continuant latéralement plus loin que le mésoderme et se mettant en contact direct avec l'ectoderme. Plus en arrière, les lames mésodermiques débordent l'endoderme, par suite de la concentration de ce dernier pour former les plis d'invagination. Le mouvement de retrait de l'endoderme ne se produit pas seulement des bords de l'embryon vers la ligne médiane; il a lieu aussi d'avant en arrière. De plus, la partie céphalique de l'endoderme pri-

maire qui n'a pas donné naissance à des lames mésodermiques, se transforme entièrement en tissu mésodermique. Dès lors, la partie antérieure de la tête, qui précède les vésicules auditives ne renferme plus que l'ectoderme et ses dérivés, et du tissu mésodermique provenant, soit de la transformation directe *in situ* de l'endoderme primaire, soit d'un dédoublement de cet endoderme en lames mésodermiques et en endoderme secondaire, qui s'est retiré s'invaginant de haut en bas et d'avant en arrière, pour constituer, en même temps que les plis d'invagination latéraux, le cul-de-sac antérieur de la cavité digestive, cul-de-sac pharyngien.

Le mode de formation de l'intestin par rapprochement de deux replis latéraux, se continue un peu en arrière de la région des fentes branchiales, mais dans le tronc il se modifie. La concentration de l'endoderme se fait encore vers la ligne médiane mais sous forme d'un épaissement plein; les deux replis sont très rapprochés et se soudent: ils constituent une masse trapézoïde qui se creuse d'une cavité par écartement des cellules (Planches, fig. 105, *vi*). Dans la région postérieure de l'embryon, l'endoderme ne donne naissance qu'à un seul pli d'invagination, situé sur la ligne médiane et dont les faces internes s'accolent, laissant entre elles une fente virtuelle qui s'agrandira plus tard pour donner la lumière du canal intestinal (Planches, fig. 106, *vi*). Les cellules endodermiques, qui n'entrent pas dans la formation du pli, se concentrent plus tard sur la ligne médiane, et forment un pédicule, plein, compris entre les deux splanchnopleures. Ce pédicule, qui rattache l'intestin au vitellus, s'atrophie petit à petit, aux stades ultérieurs à la fermeture du blastoderme, par résorption de ses éléments. Les splanchnopleures se réunissent au-dessous de l'intestin; la cloison ainsi formée se résorbe à son tour et l'intestin entouré de sa gaine mésodermique devient libre inférieurement. Ce phénomène ne se produit qu'à un stade avancé, surtout dans la partie postérieure de l'embryon.

Les glandes annexes de l'intestin, telles que le foie, le corps thyroïde, etc., ne se développant qu'après la fermeture du blastoderme, après le stade H, je ne m'occuperai pas de leur origine.

Vésicule de Kupffer. — La formation la plus précoce et la plus intéressante de l'endoderme secondaire est l'organe dont j'ai décrit le développement au stade E, et que j'ai appelé la *vésicule de Kupffer*. La formation et la signification de cette vésicule ont donné lieu aux opinions les plus diverses.

Lorsque Kupffer (104) signala, en 1868, l'existence d'une vésicule à la partie postérieure de l'embryon de l'Épinoche et des *Gobius minutus* et *G. niger*, il la considéra comme représentant l'allantoïde des Amniotes. En 1879 (104 bis) il décrivit, chez le Brochet, une fente traversant le cordon médullaire et mettant en communication la vésicule avec la surface externe de l'embryon. Pour lui, il se produit à la partie postérieure de l'embryon une invagination ectodermique qui arrive jusqu'au contact du vitellus, et constitue ainsi une gastrula dont les cellules représentent l'endoderme primaire, l'endoderme secondaire provenant du parablaste. Cet auteur arrive à la même conclusion, en 1884 (106), à la suite de nouvelles recherches sur la Truite, le Brochet et l'Éperlan. Chez ce dernier Poisson, il figure, planche I, figure 1, un canal se rendant de la vésicule à la face dorsale de l'embryon et traversant le bourgeon caudal de bas en haut.

Balfour (9), dans son *Traité d'embryologie*, admet que la vésicule de Kupffer représente la partie post-anale de l'intestin des Plagiostomes. Pour Kingsley et Conn (93), qui ont vu cet organe chez le *Ctenolabrus*, il consisterait en un espace compris entre l'endoderme et le vitellus et n'aurait pas de paroi cellulaire propre. Telle est aussi l'opinion d'Agassiz et Whitman. J.-T. Cunningham (34) admet également que la vésicule de Kupffer est au-dessous de la face ventrale de l'intestin et n'est qu'une dépression du parablaste; elle serait en rapport avec le blastopore vitellin par une fente virtuelle située entre le parablaste et la face inférieure de l'embryon; elle correspondrait à la gastrula par invagination des Cyclostomes et des Plagiostomes; de même que chez ces derniers Poissons, sa paroi dorsale serait formée par l'ectoderme réfléchi, sa paroi ventrale par le parablaste. Seulement, tandis qu'chez les Plagiostomes, l'extrémité postérieure de l'embryon reste soulevée au-dessus du vitellus, chez les Téléostéens, elle repose sur le vitellus et la vé-

sicule de Kupffer ne représente que la portion antérieure de l'intestin primordial.

Von Kowalewski (103) décrit la formation de la vésicule de Kupffer de la manière suivante : les cellules endodermiques, provenant du parablaste, après la réflexion de l'ectoderme pour former le mésoderme, se disposent radiairement autour d'une petite excavation dirigée vers la lame enveloppante. Cette excavation n'est probablement que l'espace que j'ai indiqué entre la lame enveloppante, l'ectoderme et le parablaste. Cette excavation est, suivant l'auteur, la bouche de la gastrula ou le blastopore; elle s'accroît en avant, de telle sorte que sa paroi cellulaire, formée inférieurement d'une seule rangée de cellules en contact avec le parablaste, se continue vers l'extérieur, sous le bord du germe, en une couche régulière, constituée par trois ou quatre cellules. Le bord interne de cette couche et la cavité de la vésicule, indiquée encore seulement par une fente linéaire, forment une ligne concave qui embrasse la future extrémité postérieure de la corde dorsale. Cette ligne représenterait le canal neurentérique. La vésicule continue à se déplacer vers la partie antérieure de l'embryon, se creuse d'une cavité, et la disposition régulière des cellules du cordon, qui la rattache à la surface de l'embryon, disparaît. Chez le *Gobius*, l'ouverture de la gastrula est recouverte par la lame enveloppante. Dans la suite du développement, la vésicule redevient solide par suite de l'invagination sur elle-même de sa couche inférieure. La cavité de l'intestin post-anal apparaît très probablement à la place où existait primitivement celle de la vésicule. La vésicule devenue solide se prolonge en avant sous forme d'un cordon cellulaire axial, que von Kowalewski regarde comme l'endoderme aux dépens duquel se développerait la corde dorsale.

En somme la manière de voir de von Kowalewski se rapproche de celle de Cunningham. Tous deux comparent l'extrémité postérieure de l'embryon des Téléostéens à celle de l'embryon des Plagiostomes; seulement, pour le premier auteur, le plancher de la vésicule est formé par des cellules dérivant du parablaste, pour le second, il est constitué par le parablaste lui-même.

Ziegler (201) se demande pourquoi Kowalewski ne considère comme gastrula que la vésicule de Kupffer, dont l'épithélium

ne représente qu'une petite partie de tout l'endoderme. Il croit que l'endoderme des Téléostéens est l'homologue de celui des Amphibiens et que la vésicule de Kupffer ne représente qu'une minime partie de la cavité gastruléenne; la gastrula est en grande partie dépourvue de cavité; sa paroi inférieure est formée par le parablaste et non par des cellules différenciées. Ziegler se range par conséquent à l'opinion de Cunningham.

Lorsque, en 1880, je signalai l'existence de la vésicule de Kupffer chez la Truite (69), me fondant sur l'existence d'une ouverture située à la partie postérieure et dorsale que j'avais observée au-dessus de la vésicule, chez la Perche, je considérais cette formation comme l'homologue de l'intestin primitif des Cyclostomes et des Amphibiens. Depuis cette époque j'ai pu suivre le développement et l'évolution ultérieure de la vésicule et modifier ma manière de voir.

Chez la Truite, la vésicule de Kupffer n'apparaît qu'au stade E, par conséquent, après la formation de la corde dorsale, des lames mésodermiques et la différenciation de l'endoderme secondaire. Un certain nombre de cellules de ce feuillet, situées en avant du bourgeon caudal, grossissent, s'allongent dans le sens vertical, et se multiplient par cytodiérèse; il en résulte une petite masse cellulaire qui fait saillie au milieu des cellules ectodermiques ou indifférentes, qui sont en arrière de l'extrémité postérieure de la corde dorsale. Cette masse cellulaire se creuse d'une cavité, et donne naissance à une vésicule dont le plancher reposant sur le parablaste est formé par une couche unique de cellules aplaties, et dont le toit convexe est constitué par une rangée de cellules cylindriques (Planches, fig. 108, k).

La cavité de la vésicule s'augmente; l'organe ainsi développé refoule en haut l'extrémité de la corde dorsale, et est directement en contact avec la partie inférieure de la carène nerveuse dans sa partie postérieure. Primitivement de forme ovoïde, la vésicule s'allonge en avant aux stades suivants et devient piriforme; sa paroi supérieure, dans sa portion postérieure, est alors mal délimitée du tissu de la corde dorsale qui, à ce niveau, est très développée et n'est pas différenciée de l'endoderme. Plus antérieurement, la cavité de la vésicule devient

très petite et se continue dans l'épaississement endodermique, aux dépens duquel se développe l'épithélium intestinal (Planches, fig. 109, k).

La vésicule de Kupffer n'est donc que la première apparition de la cavité du tube digestif, avec laquelle elle se confond plus tard ; mais cette portion du tube digestif est très importante à cause des rapports qu'elle affecte avec le système nerveux et la corde dorsale, rapports que j'ai déjà indiqués et qui montrent que cette région correspond à la région du canal neurentérique des autres Vertébrés.

Chez la Truite, je n'ai jamais observé de communication entre la vésicule et l'extérieur, soit par un canal en avant du bourgeon caudal, comme l'admet Kupffer, soit par une ligne et une cordon cellulaire, comme le dit Kowalewski ; je ne puis admettre, en effet, que les quelques cellules aplaties, qui se trouvent à la face interne de la lame enveloppante, puissent être regardées comme représentant le canal d'invagination de la vésicule.

Chez la Perche, dont l'embryon se forme tardivement, lorsque le blastoderme a presque totalement recouvert le vitellus, la vésicule de Kupffer n'apparaît qu'après la fermeture du blastoderme, lorsque tout le bourrelet blastodermique, qui entoure le trou vitellin, s'est soudé au bourgeon caudal. Sur l'embryon vivant, j'ai vu à sa partie postérieure, un peu en arrière et au-dessus de la vésicule, un orifice à bord plissés, que j'ai considéré, en 1880, comme étant l'ouverture d'invagination de la vésicule ; mais je n'ai pu m'assurer de la continuité de l'orifice avec la visicule. Ayant retrouvé une disposition analogue chez la Truite, j'ai constaté que l'orifice, qui, ici, est très éloigné de la vésicule, n'est que le dernier vestige du trou vitellin après la fermeture du blastoderme ; il est donc très probable qu'il en est de même pour la Perche, et que l'orifice de la région postérieure n'a aucune relation avec la vésicule de Kupffer.

De ce que je n'ai pas observé de communication entre la vésicule et l'extérieur dans les espèces que j'ai examinées, Truite Epinoche, Perche, *Lepadogaster*, je ne me crois pas autorisé à conclure que cette communication ne puisse exister chez d'autres Poissons, entre autres chez le Brochet et l'Eperlan, où Kupffer dit l'avoir vue. En admettant comme exactes les obser-

vations de cet auteur, la présence d'un canal à la partie postérieure de l'embryon me semble une raison majeure pour admettre l'homologie de cette région avec celle du canal neurentérique, puisque, dans ce cas le canal met en rapport l'intestin primordial avec le sillon médullaire superficiel.

L'opinion des auteurs que, tels que Kingsley et Conn, Agassiz et Whitman, Cunningham, Ziegler, qui admettent, que la vésicule de Kupffer est formée par une dépression comprise entre la partie postérieure de l'embryon et le parablaste, et en tirent par conséquent des conclusions théoriques, est inadmissible parce qu'elle repose très probablement sur une erreur d'observation. La vésicule est, en effet, fermée inférieurement par une couche de cellules; elle est entièrement comprise dans l'épaisseur de l'endoderme. Mais ce qui a pu induire ces observateurs en erreur, c'est que très souvent il existe au-dessous du plancher de la vésicule, ou dans son voisinage, généralement un peu en arrière, une dépression hémisphérique à la surface du vitellus, dans l'épaisseur du parablaste. Cette cavité renferme presque toujours des éléments particuliers que je décrirai à propos de l'évolution du parablaste; ce fait explique la description donnée par les auteurs qui disent avoir vu la vésicule remplie d'éléments cellulaires en voie de destruction.

La première interprétation de la vésicule donnée par Kupffer, qui la considère comme une allantoïde rudimentaire, peut être encore défendue en ne considérant, ainsi que je fais, cet organe que comme la première apparition de la cavité du tube digestif, en relation avec le canal neurentérique. L'allantoïde des Vertébrés supérieurs n'est en effet, d'après les travaux de Dobrynin (36), Gasser (52 *bis*), Mathias Duval (41), qu'un diverticulum de l'intestin, apparaissant de très bonne heure, en avant du canal neurentérique. Si, chez ces animaux, l'allantoïde est, au début, entourée de mésoderme, cela tient à ce qu'elle ne se forme que lorsque la partie postérieure de l'embryon commence à se soulever au-dessus du blastoderme pour donner naissance au capuchon caudal de l'amnios. Chez les Poissons osseux, l'amnios ne se développe pas, le rudiment de l'allantoïde apparaît plus tôt que chez les Amniotes et n'est constitué que par l'endoderme non encore entouré de mésoderme. Je crois donc que

la manière de voir de Kupffer peut être acceptée, et qu'on peut regarder la cavité primordiale de l'intestin, située en avant, du bourgeon caudal, comme représentant une allantoïde rudimentaire.

Je discuterai plus loin, à propos de la ligne primitive, l'opinion qui consiste à voir dans le vésicule de Kupffer une gastrula par invagination.

Tige subnotochordale. — L'endoderme secondaire donne naissance, en outre des productions que nous venons d'examiner, à un organe encore problématique, la tige subnotochordale ou sous-notochordale. Cet organe, découvert par Gœtte (59) chez les Amphibiens, a été retrouvé par Balfour (8), chez les Plagiostomes et le Lépidostée, par Salensky (163), chez l'Esturgeon, et par Balfour (9) chez les Poissons osseux. Balfour en a bien suivi le développement et a vu qu'il provenait de l'endoderme.

Chez les Plagiostomes, la tige subnotochordale apparaît sous forme d'un bourgeon de la paroi dorsale du tube digestif. Dans l'intérieur de ce bourgeon pénètre un diverticulum de la cavité intestinale. Cette saillie s'isole de l'intestin comme un cordon, et la séparation se fait d'avant en arrière, inversement par conséquent de la séparation de la corde dorsale. Dans la partie postérieure de l'embryon, la tige se différencie de la paroi de l'intestin sous forme d'un cordon cellulaire plein. L'organe se développe dans le tronc, puis dans la tête; il est situé immédiatement au-dessous de la corde dorsale, et s'étend en avant jusqu'aux vésicules auditives un peu en arrière de l'extrémité de la corde.

La tige subnotochordale s'atrophie de bonne heure et disparaît d'avant en arrière.

Chez les Poissons osseux, cet organe ne paraît pas avoir attiré l'attention des embryogénistes. Oellacher l'a cependant figuré assez exactement sur ses coupes, mais il considère le petit groupe de cellules placé entre l'endoderme et la corde dorsale comme la première ébauche de l'aorte. Ziegler (102), dans un travail récent sur l'origine du sang chez les Téléostéens, a aussi représenté la tige subnotochordale sur plusieurs de ses figures et l'a indiquée dans la légende de ses

planches, mais sans en parler dans le texte. Hoffmann (89) et Goronowitsch (57) n'y font aucune allusion.

D'après mes observations, la tige subnotochordale se développe, chez la Truite, de la même manière que chez les Plagiostomes. Elle apparaît, au stade H, dans la portion moyenne de l'embryon sous forme d'une petite masse de trois ou quatre cellules, qui se détache de la partie supérieure du repli endodermique donnant naissance à l'intestin (Planches, fig. 103, *t*); elle se différencie d'avant en arrière, mais elle est constituée par un cordon plein, ne communiquant jamais avec la cavité virtuelle de l'intestin. Elle ne se développe dans la région céphalique qu'aux stades ultérieurs à la fermeture du blastoderme.

Cet organe rudimentaire, entrevu chez le Poulet par Balfour et Marshall, existe très probablement chez tous les Vertébrés, à une période relativement tardive du développement. Doit-on le considérer comme un organe ancestral, et comme représentant, suivant Eisig (45) le tube qui existe au-dessous de la cavité digestive, chez les Capitellides? Je crois qu'il est impossible de se prononcer sur sa signification dans l'état actuel de nos connaissances.

IX. — LE MÉSODERME ET SES DÉRIVÉS.

C'est aux dépens du mésoderme, dont nous avons vu l'origine au chapitre précédent, que se forment les protovertèbres, la cavité du corps, le système urogénital, et le système circulatoire, cœur, vaisseaux et sang.

La lame mésodermique est primitivement une masse pleine comprise entre l'ectoderme et l'endoderme : elle conserve cette structure à la partie postérieure de l'embryon, jusqu'à la fermeture du blastoderme et quelque temps après, dans la région où il n'existe pas encore de protovertèbres. Elle change, au contraire, d'aspect dans la région médiane dès que les somites apparaissent.

Protovertèbres. — Les premières protovertèbres commencent à se différencier à la fin du stade E. La partie proximale de la lame mésodermique s'épaissit, tandis que la partie distale devient plus mince ; la partie supérieure de la portion renflée

forme une saillie arrondie à la base de laquelle est attachée la partie amincie, au point de jonction de ces deux moitiés inégales de la lame apparaît, sur une coupe transversale, une ligne claire, dirigée de haut en bas et à convexité externe, qui sépare la masse protovertébrale de la masse latérale. En même temps, une autre ligne claire se forme dans l'épaisseur de la lame latérale et la sépare en deux couches à peu près d'égale épaisseur, la somatopleure et la splanchnopleure. La ligne qui se transforme en fente, par l'écartement des deux couches cellulaires, est la première ébauche de la cavité du corps ou coelome; elle ne s'étend pas dans toute la largeur de la lame latérale, de sorte que la somatopleure et la splanchnopleure restent unies à leurs deux extrémités. La masse protovertébrale est une masse pleine, formée d'un grand nombre de cellules, dont les périphériques se disposent en une couche régulière (Planches, fig. 112, *pt*).

La division métamérique de la lame mésodermique est déjà visible sur des embryons examinés par transparence, ou sur des coupes longitudinales, alors qu'elle ne l'est pas encore sur des coupes transversales. Cela tient à ce que chaque masse protovertébrale s'isole d'abord de la masse qui la précède, et de celle qui la suit avant de se séparer de la lame latérale, à laquelle elle reste attachée quelque temps. C'est ce qui se voit très bien sur la fig. 56 (Planches), où les masses protovertébrales sont représentées par des rectangles, limités antérieurement, postérieurement et du côté de l'axe nerveux par une rangée régulière de cellules, tandis que du côté externe, il n'existe pas encore de limite nette.

Lorsque la masse protovertébrale s'est détachée de la masse latérale, elle apparaît sur des coupes horizontales ou longitudinales sous forme d'un rectangle nettement circonscrit à grand axe dirigé de dedans en dehors dans le premier cas, vertical dans le second (Planches, fig. 111, *pt*); sur des coupes transversales la masse présente un aspect variable suivant les régions; elle a en général la forme d'un trapèze à angles arrondis, dont le côté supérieur est plus grand que le côté inférieur.

La protovertèbre occupe au début toute la hauteur de l'embryon; elle s'étend de l'ectoderme à l'endoderme. Mais bientôt

les cellules de la partie proximale de la lame latérale prolifèrent et donnent naissance à une masse cellulaire, la lame intermédiaire d'Oellacher, qui est située entre la face inférieure et externe de la protovertèbre et la face interne de la lame latérale. Cette masse intermédiaire, s'insinue entre la protovertèbre et l'endoderme et arrive au contact de la corde dorsale. Elle se sépare alors de la lame latérale et constitue une masse distincte, ovale, trapézoïdale ou losangique, sur les coupes transversales, suivant la région où on la considère. En dehors de cette masse, nettement circonscrite, se trouvent des cellules irrégulièrement disposées, qui proviennent de la lame latérale et pénètrent dans les interstices compris entre la protovertèbre, l'axe nerveux, la corde dorsale, l'endoderme et la masse intermédiaire; ces cellules qui ne tardent pas à pousser des prolongements et à devenir étoilées, sont l'origine du tissu conjonctif, le mésenchyme. La masse intermédiaire, dont les cellules conservent le caractère embryonnaire et restent arrondies, est la partie qui donnera plus tard naissance aux vaisseaux, aorte et veines, ainsi que l'ont bien établi Wenckebach (196-197) et Ziegler (201).

Dans la région antérieure de l'embryon, où il ne se forme pas de protovertèbres, la lame mésodermique est, au stade G, étranglée entre l'ectoderme et le pli d'invagination de l'endoderme; sa partie interne comprise entre le pli endodermique, l'axe nerveux et la corde dorsale, devient une lame céphalique, dont les cellules, dans sa portion supérieure, se disposent en une masse compacte constituant une sorte de fausse protovertèbre, qui donnera plus tard naissance à des faisceaux musculaires, tandis que dans sa portion inférieure, les cellules deviennent étoilées et forment du mésenchyme. La partie située en dehors du pli endodermique, se creuse d'une cavité beaucoup plus développée que celle qui existe dans la région du tronc. Cette cavité en continuité avec le coelome est la cavité péricardique, elle existe jusqu'au niveau de l'extrémité antérieure de l'intestin et provient de la lame latérale; antérieurement elle se prolonge jusque dans le voisinage de la vésicule oculaire, mais elle a une autre origine : elle résulte d'un écartement des cellules de la partie inférieure du mésoderme, qui provient de la transformation de l'endoderme primaire.

Les deux feuillettes de la cavité péricardique, la somatopleure et la splanchnopleure n'ont pas la même épaisseur dans toute leur étendue; dans leur partie externe, ils sont formés de cellules aplaties, disposées en une seule couche; tandis que leur partie proximale en contact avec l'endoderme est épaisse et comprend plusieurs couches de cellules. Cette région a une grande importance, c'est d'elle en effet que proviennent les cellules aux dépens desquelles se formera le cœur. (Planches, fig. 101 et 114.)

Au stade H, la région cardiaque de l'embryon commence à se soulever au-dessus des vitellus, la cavité péricardique devient très grande, sa somatopleure est appliquée contre l'ectoderme, la splanchnopleure repose en partie sur la parablaste par suite de la soudure des replis endodermiques sur la ligne médiane.

Quelle que soit la région de l'embryon où on la considère, la cavité du cœlome est toujours close; la splanchnopleure et la somatopleure restant confondues à leur partie distale.

Les deux cavités du cœlome, situées de chaque côté du corps sont primitivement indépendantes, elles finissent par communiquer entre elles, lorsque l'intestin complètement développé se sépare du vitellus. La communication s'établit d'abord dans la région céphalique en avant du cœur.

Le mode de développement que je viens d'indiquer pour les protovertèbres et pour le cœlome avait été très exactement suivi par Oellacher (123), et ma description est à peu près conforme à la sienne, sauf quelques points de détails peu importants. Ziegler (200) donne également pour ces organes un processus de formation à peu près identique. Bien différente, au contraire, est la manière de voir de C. K. Hoffmann.

D'après Hoffmann (89) le mode de formation des protovertèbres serait le même que chez les Plagiostomes. La lame mésodermique se diviserait en deux couches, somatopleure et splanchnopleure dans toute sa largeur. La portion proximale épaissie se différencierait en une protovertèbre dont la cavité se continuerait avec celle qui sépare les deux couches mésodermiques; plus tard toute communication cesserait d'exister entre le cœlome et la protovertèbre; celle-ci se présenterait alors sous forme d'une vésicule arrondie dont les parois ne

seraient constituées que par une seule rangée de cellules allongées, disposées en rayonnant autour d'une cavité centrale. De plus, Hoffmann dit ne pas comprendre ce qu'Oellacher entend par masse intermédiaire. Les figures qu'il donne des divers stades du développement des protovertèbres diffèrent tellement de celles qui ont été représentées par les autres auteurs, qu'il est difficile de concevoir de quelle manière cet embryologiste a été amené à interpréter ainsi ses coupes : d'autant plus que ses recherches ont porté sur la même espèce étudiée par Oellacher et par moi, sur la Truite.

Jamais je n'ai vu la cavité du cœlome arriver jusqu'à la protovertèbre, ni celle-ci creusée d'une cavité dans les premiers temps de sa formation. Je l'ai toujours trouvée au début constituée par une masse pleine, comprenant sur une coupe plusieurs couches de cellules. Plus tard, à un stade déjà avancé, apparaît dans le centre de la protovertèbre, une cavité ou plutôt une fente presque virtuelle par écartement des cellules. Sur des embryons durcis par l'acide chromique, on voit souvent le centre de la protovertèbre occupé par des cellules en voie de destruction, ce qui pourrait faire croire à l'existence d'une grande cavité, mais c'est là un effet du réactif que j'ai signalé à plusieurs reprises.

Quant à la masse intermédiaire, elle n'existe pas encore au moment de la différenciation des protovertèbres, mais, au stade H et surtout plus tard, elle est tellement développée qu'il est vraiment surprenant que Hoffmann ne l'ait pas observée ; il a suivi, en effet, le développement du foie qui n'apparaît qu'après la fermeture du blastoderme, à une époque, où par conséquent, la masse intermédiaire a une grande importance.

Canal de Wolff. — Depuis les recherches de Rosenberg (149) tous les auteurs, sont d'accord pour faire provenir le canal de Wolff, chez les Téléostéens, de la lame latérale du mésoderme, et en particulier de la somatopleure. Je rappellerai seulement ici que les deux canaux de Wolff apparaissent seulement au stade H, dans la région moyenne de l'embryon ; chacun d'eux se présente sous forme d'un repli externe de la partie proximale de la somatopleure à son point d'union avec le splanchnopleure. (Planches, fig. 106, w). Plus tard, le pli

s'isole et se transforme en canal qui vient se placer sous la masse intermédiaire. La différenciation du canal de Wolff marche d'avant en arrière, et le canal reste en communication avec le cœlome à son extrémité antérieure; j'ajouterai que l'origine mésodermique du canal de Wolff est un point indiscutable chez les Téléostéens, ce qui est absolument contraire à l'opinion soutenue récemment par Rabl (130) Flemming (49) Van Wijhe (199) Beard (15) qui font provenir le canal chez les Mammifères et les Plagiostomes, d'une invagination ectodermique.

Ziegler (201) a vu, à un stade précoce du développement, chez la Truite, de grosses cellules contenues dans l'épaisseur de la lame pariétale, en face des canaux de Wolff; il les considère comme des ovules primordiaux de l'épithélium germinatif. J'ai observé aussi plusieurs fois ces éléments sur de jeunes embryons, même dès le stade G, mais ils n'occupaient pas une position constante. J'en ai retrouvé de semblables dans d'autres régions du corps, dans l'endoderme par exemple, mais le plus souvent dans le mésoderme. Il m'est difficile de me prononcer sur la valeur morphologique de ces cellules, n'ayant pu les suivre jusqu'à la formation des plis germinatifs qui n'apparaissent qu'au moment de l'éclosion. Je croirais plutôt que ce ne sont que des cellules hypertrophiées qui vont entrer en cytodiérèse.

Cœur. — Les anciens embryogénistes, entre autres Vogt et Lereboullet, ont bien décrit les premières phases du développement du cœur, visibles extérieurement, mais leurs observations ne nous renseignent pas sur l'origine de cet organe. C'est seulement sur des coupes qu'on peut saisir la première ébauche du cœur et déterminer aux dépens de quel feuillet il se forme, et Ziegler a raison de ne pas accorder une grande autorité aux auteurs qui se sont contentés d'étudier l'embryon vivant, par transparence.

Oellacher (123), qui a le premier suivi l'origine du cœur sur des coupes, a bien vu du premier coup de quelle manière se développe cet organe chez les Téléostéens. Ziegler (200) n'a pu que confirmer et préciser sa description, et le résultat de mes observations est absolument semblable à celui de ces deux auteurs. Seul Hoffmann est arrivé à des conclusions différentes et

en désaccord avec nos données actuelles sur le développement du cœur chez les autres Vertébrés.

Oellacher et Ziegler font provenir l'endothélium cardiaque de la partie interne des lames latérales mésodermiques, lorsque ses lames vont se rejoindre sur la ligne médiane, au-dessous de l'intestin. Pour Hoffmann (89), au contraire, cet endothélium dériverait d'une couche de cellules endodermiques, qui persiste à la surface du parablaste, après la fermeture de l'intestin antérieur, du pharynx. J'ai déjà discuté cette manière de voir de Hoffmann, et montré que cette prétendue couche endodermique n'existe pas, et que les cellules qui donnent naissance à l'endothélium du cœur se détachent de la splanchnopleure ou de son point d'union avec la somatopleure; l'opinion de cet auteur me paraît donc inadmissible.

Ziegler fait remonter la première apparition des rudiments cardiaques au stade G. A ce stade, en effet, dans la région pharyngienne, la partie proximale des lames latérales est épaissie, et s'avance vers la partie médiane, entre le pli d'invagination de l'endoderme et le parablaste. C'est bien, en effet, cette portion du mésoderme qui formera l'endothélium, mais le cœur ne commence réellement à apparaître qu'au stade H, quand les lames mésodermiques sont peu éloignées l'une de l'autre.

Suivant Oellacher et Ziegler, la cavité cardiaque est dès le début unique et située sur la ligne médiane de l'embryon. D'après mes observations, le cœur a une double origine; il se produit un tube endothélial à la partie interne de chaque splanchnopleure, et ces tubes se fusionnent ensuite sur la ligne médiane. Ce mode de développement du cœur est le même que celui qui s'observe chez les Oiseaux et les Mammifères. Kupffer (104) et Balfour (9) avaient signalé la dualité du cœur chez les Téléostéens; mais ce dernier auteur ajoute qu'il se développe avant la fermeture du pharynx. Ce dernier point n'est pas exact; le pharynx est déjà fermé quand apparaissent les deux tubes cardiaques, aussi leur durée est-elle très courte.

Les parois du cœur proviennent de cellules qui se détachent des lames latérales et pénètrent au-dessus et au-dessous de l'endothélium, pour se disposer ensuite en couche continue. Les transformations ultérieures de l'organe, n'ayant lieu qu'après la fermeture du blastoderme, je ne m'en occuperai pas ici. Je

ferai seulement remarquer en terminant que le cœur et les gros vaisseaux avec lesquels il est plus tard en rapport, ont la même origine; ceux-ci se forment aux dépens des masses intermédiaires, le cœur provient de la partie proximale des lames latérales, c'est-à-dire de la partie d'où dérivent les masses intermédiaires. Cette communauté d'origine démontre, comme le prouve également l'anatomie comparée, que le cœur n'est qu'une partie dilatée du système vasculaire.

X. — LE PARABLASTE ET LE SANG

En étudiant la segmentation de l'œuf, j'ai fait connaître l'origine de la couche protoplasmique sous-jacente au germe, du parablaste, ainsi que les phénomènes dont cette couche est le siège; j'ai exposé les différentes opinions émises par les auteurs sur le rôle du parablaste pendant la formation des feuillets embryonnaires, et je suis arrivé à cette conclusion, que cette couche ne prend aucune part à la constitution de l'endoderme. Il me reste à dire ce que devient le parablaste durant le développement de l'embryon.

La couche parablastique, qui existe au-dessous du germe et tout autour de lui à une certaine distance, s'étend à la surface du vitellus en même temps que le germe. A mesure que sa surface augmente, les noyaux qu'elle renferme se multiplient, mais toujours par division directe. Son épaisseur est très variable; mince dans toute l'étendue de la cavité germinative, le parablaste s'épaissit au niveau de l'embryon et du bourrelet blastodermique. Ses maxima d'épaisseur s'observent généralement au-dessous des régions où le développement est le plus actif. Ses noyaux y sont disposés tout à fait irrégulièrement, tantôt isolés, tantôt réunis par petits groupes de deux, trois ou quatre; ils sont presque tous à une petite distance de la surface; on en voit peu dans la profondeur du parablaste. Au moment de la fermeture du blastoderme, le parablaste entoure complètement le globe vitellin : son aspect général n'a pas changé, et il ne subit du reste pas de modifications aux stades ultérieurs du développement.

Outre le rôle que certains embryogénistes font jouer au parablaste dans la constitution de l'endoderme, rôle sur lequel je n'ai pas à revenir ici, plusieurs auteurs font dériver de cette

couche protoplasmique les globules sanguins, c'est pour cette raison que j'ai réservé l'origine de ces éléments pour le présent chapitre.

Baumgärtner (13) en 1830, décrit les globules sanguins de la Truite comme dérivant d'éléments vitellins modifiés. Von Baer (4) donna une description peu claire de l'origine du sang, chez les Cyprins, et le fit provenir d'un blastème embryonnaire. Max. Schultze (169) dit avoir vu chez les Cyprins et la Perche, des sphères vitellines se transformer en noyaux, qui plus tard s'entourent d'une membrane et constituent des globules sanguins. Telle est aussi l'opinion de de Filippi (46). Pour Vogt (191) il n'existe pas de foyer particulier pour la formation de cellules du sang, toute cellule de l'embryon peut se transformer en globule sanguin. Mais, quand les organes sont différenciés, il se forme à la surface du vitellus une couche hématogène : cette couche « adhère fortement à la couche épidermoïdale et se compose de grandes cellules transparentes, très serrées, qui renferment pour la plupart un noyau distinct. » Elle ne provient pas du vitellus, et Vogt n'indique pas son origine. Aubert (3), pour le Brochet, admet la manière de voir de Vogt. Lereboullet (111-112) fait venir les globules sanguins de cellules préformatives.

Kupffer (104) a étudié la formation du sang dans le sac vitellin des embryons de *Gasterosteus* et de *Spinachia*; il a vu à la surface du vitellus de petits corpuscules réfringents, semblables à des noyaux, situés au dessous du mésoderme, et qu'il dit se transformer en globules sanguins et en cellules pigmentaires. Gensch (54) fait provenir les éléments du sang du parablaste qu'il désigne, avec Kupffer, sous le nom d'endoderme secondaire; ses recherches ont porté sur le sac vitellin du Brochet et du *Zoarces viviparus*. La région dans laquelle apparaissent les premiers globules sanguins n'est recouverte que par l'ectoderme; dans le parablaste sous-jacent se forment de grosses cellules amiboïdes avec un ou plusieurs noyaux : ces cellules se colorent fortement par les réactifs, tandis que la masse granuleuse environnante se colore peu. De ces gros hématoblastes se détachent de petites cellules qui restent pendant quelque temps attachées par un pédicule. Les globules primaires ainsi formés sortent de la couche protoplasmique, dans laquelle ils ont pris

naissance, et viennent se loger dans l'espace compris entre l'ectoderme et le parablaste. Ils ne renferment dans leur intérieur qu'un ou plusieurs corpuscules colorables, mais pas de noyaux nets; les globules primaires se divisent et se groupent en îlots de globules sanguins définitifs, pourvus de noyaux permanents.

Hoffmann (89) n'hésite pas à dire que les noyaux du parablaste ne prennent aucune part à la formation des globules sanguins, qui dérivent, pour lui, de l'endothélium du cœur. Il fait remarquer que les noyaux parablastiques sont surtout nombreux au dessous du bourgeon caudal, là où, dans les premiers stades du développement, se fait une grande production de cellules. Quand le cœur est formé, bat et renferme des globules sanguins, on n'observe aucun changement dans le nombre et la grosseur des noyaux du parablaste, et on ne les voit jamais se transformer en globules sanguins. Pour Hoffmann, le parablaste joue le rôle d'une sorte de sang provisoire; il assimile les principes nutritifs du vitellus et les transforme en une nourriture assimilable pour les cellules du germe et plus tard de l'embryon. Si l'on place, en effet, des œufs dans des conditions défavorables pour leur développement, dans l'eau stagnante par exemple, ils deviennent malades; on voit alors les noyaux du parablaste être les premiers atteints, subir une dégénérescence graisseuse; l'embryon ne peut plus alors se nourrir et ne tarde pas à mourir.

Wenckebach (197) et Ziegler (201) considèrent aussi le parablaste comme un organe provisoire servant à la nutrition de l'embryon. De même que Hoffmann ils n'ont jamais vu de globules sanguins se former dans cette couche. Ceux-ci proviennent des cellules mésodermiques qui remplissent primitivement les vaisseaux, veines et aorte, lorsqu'ils se différencient aux dépens de la masse intermédiaire. Quant aux vaisseaux et aux globules sanguins des parois du sac vitellin, ils proviennent de cellules migratrices du mésoderme, qui vont tapisser des gouttières creusées à la surface du vitellus. Ces gouttières, d'abord recouvertes seulement par l'ectoderme, se transforment en vaisseaux clos, par l'arrangement en couche continue des cellules migratrices (Wenckebach).

L'existence de ces cellules migratrices est facile à observer

sur l'œuf vivant de l'Épinoche; j'ai pu les voir se détacher du bord de l'embryon et s'avancer à la surface du vitellus. Un certain nombre de ces cellules se chargent de granulations noires, et deviennent des cellules pigmentaires, les autres s'allongent, acquièrent des prolongements filiformes et prennent l'aspect des cellules vaso-formatives que le professeur Ranvier a étudiées dans l'épiploon du Lapin. Je n'ai pas suivi, d'une façon assez continue l'évolution de ces cellules, pour dire de quelle manière elles s'agencent entre elles pour former des vaisseaux. Cette étude est, du reste, en dehors du cadre de mon sujet. Je ne me suis occupé que de l'origine des premiers globules sanguins intra-embryonnaires, de ceux qui, au stade H, existent déjà dans la cavité du cœur, et je n'ai pu, à ce point de vue, que confirmer les observations de mes prédécesseurs, à savoir que ces éléments sont des cellules détachées de l'endothélium.

Je me suis surtout attaché à rechercher le sort des noyaux du parablaste, et à vérifier les recherches de Gensch. Il n'est pas tout à fait exact de dire, avec Hoffmann, que les noyaux du parablaste ne subissent aucun changement durant le développement de l'embryon; cette assertion est vraie pour la majorité d'entre eux, mais un certain nombre de ces noyaux sont le siège de transformations intéressantes, observées par Gensch, et mal interprétées par cet auteur.

Von Kowalewski (131), Wenckebach (197) et Ziegler (201) ont signalé la dégénérescence des noyaux du parablaste. Ce dernier auteur représente sur la figure 9 de la planche XXXVI, la fragmentation de ces noyaux; de mon côté j'ai pu suivre les transformations des éléments parablastiques et leurs destinées ultérieures.

Dès que les noyaux du parablaste ont cessé de se multiplier par division indirecte, ce qui a lieu de bonne heure, avant la fin la segmentation, ceux qui ne sont pas devenus le centre de formation de cellules venant s'ajouter au germe, prennent un aspect caractéristique qui a frappé tous les observateurs. Ils deviennent volumineux, à contours irréguliers, presque toujours allongés parallèlement à la surface du parablaste; leur grand diamètre mesure de 0^{mm},02 à 0^{mm},03. Leur intérieur renferme un réseau à larges mailles, se colorant fortement par le

carmin, l'hématoxyline et les couleurs d'aniline ; on y voit aussi souvent un ou plusieurs corpuscules également très colorés, situés sur le trajet du réseau, et qui peuvent être regardés comme des nucléoles.

Pendant le développement de l'embryon, à peu près à partir du stade F, parmi les nombreux noyaux accumulés sous l'embryon, principalement sous le bourgeon caudal et sous la tête, on en voit un certain nombre dont le réseau chromatique devient moins net, se résorbe par place, et cesse de se colorer d'une manière aussi intense sous l'influence des réactifs. Ces noyaux ne tardent pas à se fragmenter, tantôt assez régulièrement par bipartition, tantôt au contraire, par une sorte de gemmation ; chaque petit fragment, qui a à peu près le volume d'une cellule embryonnaire, est globuleux ; il est entouré par une membrane mince, et renferme un protoplasma granuleux, creusé d'une ou deux grandes vacuoles ; il possède aussi un, deux, rarement trois grains réfringents de chromatine, prenant une teinte foncée avec le carmin ou l'hématoxyline, tandis que le reste du globule est tout à fait incolore. Ces globules ressemblent beaucoup aux cellules dégénérées que Flemming (48) a décrites dans la granulosa des follicules de Graaf en voie de régression. (Planches, fig. 116, *gp.*)

Les globules parablásticos, après s'être séparés des noyaux qui leur ont donné naissance, se rapprochent de la surface du parablaste, et finissent par en être expulsés. Je n'ai pu suivre, sur le vivant la formation et les migrations des globules, aussi je ne puis dire si ces éléments sont doués de mouvements ; mais il me paraît difficile d'admettre qu'ils ne se déplacent pas comme les cellules migratrices. On retrouve, en effet, ces globules dans les feuillets embryonnaires, et quelquefois très loin de leur lieu d'origine. On les reconnaît facilement au milieu des cellules, grâce à leurs grains de chromatine. Si l'on examine une coupe, en la noyant dans la lumière, à l'aide de l'éclairage d'Abbe, comme cela se fait pour la recherche des microbes, on voit les figures cytodierétiques et les grains colorés des globules parablásticos trancher par leur vive coloration sur le fond de la préparation.

Souvent, au-dessus de la région où se sont formés des globules parablásticos, il se produit une dépression à la surface

du parablaste, au-dessous de la face inférieure de l'embryon ; les globules s'accumulent alors, quelquefois en grand nombre, dans ces cavités. Celles-ci paraissent se former de préférence en certains points déterminés de l'embryon. C'est ainsi qu'on trouve souvent une grande dépression dans le voisinage de la vésicule de Kupffer (Planches, fig. 109, *gp*) ; et j'ai indiqué que c'est probablement cette cavité qui a fait croire à Cunningham que la vésicule était comprise entre l'embryon et le parablaste. On en observe fréquemment une autre au-dessous de l'ébauche cardiaque. Ziegler a signalé dans cette région la présence de fragments de noyaux du parablaste, et leur ressemblance avec les cellules migratrices qui donnent naissance au cœur et aux globules sanguins ; il fait justement remarquer qu'il est très difficile de distinguer ces deux sortes d'éléments. Les cellules migratrices mésodermiques se reconnaissent cependant à leur noyau bien conformé, tandis que les globules parablastiques n'ont que des corpuscules réfringents. C'est évidemment la similitude de ces deux sortes d'éléments qui a induit Gensch en erreur. Cet observateur a bien vu la formation des globules aux dépens des noyaux du parablaste, et leur migration au-dessous de l'ectoderme dans la paroi du sac vitellin, mais il n'a pas su les distinguer des vraies cellules sanguines d'origine mésodermique.

Les globules parablastiques qui pénètrent dans l'embryon peuvent se retrouver dans différents organes ; dans les lames mésodermiques (Planches, fig. 116), l'endoderme et même dans l'axe nerveux ; j'en ai trouvé plusieurs fois, au stade H, dans la cavité cérébrale (Planches, fig. 103, *gp*). Ils ne tardent pas à être résorbés, et ne jouent aucun rôle dans la formation des organes.

Je me range donc complètement à l'avis de Hoffmann, et je considère le parablaste, lorsqu'il a cessé de fournir des éléments cellulaires au germe, comme un organe de nutrition de l'embryon. Non seulement il assimile les éléments nutritifs du vitellus pour les transmettre à l'embryon probablement sous une forme liquide, une sorte de sérum s'infiltrant au milieu des cellules embryonnaires, mais il fournit aussi à cet embryon des éléments figurés provenant de la transformation des noyaux, et servant à la nutrition des tissus. Il est à présumer

que les globules parablásticos ne sont pas formés exclusivement par les noyaux, mais que le protoplasma ambiant entre aussi, pour une certaine part, dans leur constitution ; à l'appui de cette hypothèse, il est permis, je crois, d'invoquer la migration des globules. Le déplacement de ces éléments s'explique, en effet, s'ils renferment une certaine quantité de protoplasma ; il est au contraire difficile à concevoir s'ils ne sont constitués que par de la nucléine.

XI. — ACCROISSEMENT DE L'EMBRYON.

Le mode d'accroissement de l'embryon est un des problèmes les moins avancés de l'embryogénie générale. Les recherches entreprises pour élucider cette importante question sont peu nombreuses et peu précises ; aussi la plupart des auteurs se bornent à émettre des hypothèses à ce sujet. Je ne m'occuperai ici que de celles qui ont rapport au développement des Poissons.

Chez les Vertébrés amniotes, l'embryon est placé au centre du blastoderme, et celui-ci s'étend sur le vitellus (dans les œufs méroblastiques) d'une manière uniforme, par toute sa périphérie, de telle sorte que l'embryon demeure en place à l'un des pôles de l'œuf, tandis que la fermeture du blastoderme a lieu au pôle opposé.

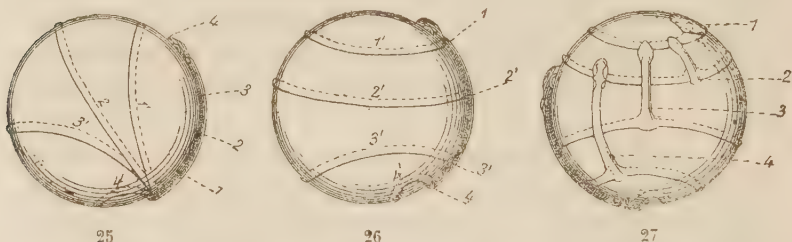
Chez les autres Vertébrés, l'embryon occupe au contraire une position excentrique et se développe sur le bord du blastoderme, celui-ci entoure le vitellus et sa fermeture se fait immédiatement en arrière de l'embryon.

Kupffer (104), qui s'est posé l'un des premiers la question de savoir comment se produit cette extension, admet qu'elle se fait comme chez les Vertébrés supérieurs, d'une manière égale et excentrique ; le centre du blastoderme reste fixe au pôle germinatif, le bourrelet blastodermique descend progressivement sur le vitellus, parallèlement à lui-même, suivant des cercles parallèles à l'équateur de l'œuf. L'embryon qui est en connexion avec le bourrelet, l'accompagne dans son mouvement de descente, tout en s'accroissant en longueur. La fermeture du blastoderme a lieu en un point du vitellus diamétralement opposé à celui où se trouvait le germe (fig. 27).

L'embryon s'accroît par intussusception dans toute sa longueur.

En tout cas Kupffer n'exclut pas la possibilité d'une déviation de ce processus un peu avant la fermeture du blastoderme, et Ziegler (200) a noté, en effet, que chez le *Rhodeus amarus* le trou vitellin est situé un peu asymétriquement sur le côté du diamètre vertical. Goronowitsch (57) admet aussi ce mode de formation pour les Salmonides.

Pour Oellacher (123), la partie épaissie du bourrelet blastodermique, qui donne naissance à l'embryon, reste en place sur un point fixe du vitellus, tandis que le reste du blastoderme s'étend sur la sphère vitelline. Le bourgeon caudal de l'embryon ne change pas de place; la partie céphalique s'accroît et suit le blastoderme dans son mouvement d'extension (fig. 25).



Schémas de l'extension du blastoderme à la surface du vitellus de l'œuf des Salmonides. — Fig. 25. Schéma d'Oellacher : 1, 2, 3, 4, positions occupées successivement par l'extrémité céphalique de l'embryon; 1', 2', 3', 4', positions correspondantes du bourrelet blastodermique. — Fig. 26. Schéma de His : 1, 2, 3, 4, positions occupées successivement par l'extrémité caudale de l'embryon; 1', 2', 3', 4', positions correspondantes du bourrelet blastodermique. — Fig. 27. Schéma de Kupffer : 1, 2, 3, 4, positions occupées successivement par l'embryon.

His (85) admet, au contraire, que l'extrémité céphalique reste fixée sur le vitellus pendant l'extension du blastoderme. L'embryon s'allonge aux dépens de deux formations symétriques du bord épaissi du blastoderme. His (84) a primitivement émis cette hypothèse pour les Plagiostomes et l'a étendue ensuite aux Poissons osseux. Chez ces derniers, le bourrelet blastodermique forme une anse, dont les deux bords se rapprochent pour constituer la gouttière médullaire; le sommet de l'anse est l'extrémité céphalique; l'extrémité diamétralement opposée du bourrelet est l'extrémité caudale. Le bourrelet blastodermique tout entier se trouve ainsi amené le long de la ligne axiale de l'embryon pour constituer le corps de ce dernier (fig. 26). Chez les Plagiostomes, l'embryon se formerait de la

même manière, mais il n'y a qu'une partie du bourrelet blastodermique qui prend part à la constitution de l'embryon, car celui-ci est complètement formé avant la fermeture du blastoderme.

La théorie de His, ou théorie de la conrescence, a été adoptée par Rauber (137) qui a apporté en sa faveur des arguments tirés de la tératologie.

Rauber rappelle que Lereboullet (113) a observé certains œufs de Brochet dans lesquels l'embryon avait une seule tête et une queue, mais dont le corps était séparé longitudinalement en deux moitiés par un espace blastodermique, au milieu duquel se trouvait le trou vitellin. Rauber a également observé des germes monstrueux de Truite dans lesquels, il y avait déhiscence de l'anse embryonnaire; le corps de l'embryon était séparé en deux parties qui se continuaient avec le bourrelet blastodermique et laissaient entre elles un espace vitellin, non recouvert par le blastoderme. Cunningham (35) s'est rangé aussi à la théorie de His.

Au premier abord, la théorie de la conrescence de His et Rauber est très séduisante; elle rend bien compte de la position excentrique de l'embryon, toujours en rapport avec le bourrelet blastodermique, et de la fermeture du blastoderme en arrière de l'embryon. L'adjonction à l'embryon du reste du bourrelet blastodermique, lors de cette fermeture, devient très compréhensible puisqu'elle n'est que la continuation du processus de la formation de l'embryon. Cette théorie est cependant contraire à certains faits d'observation et a soulevé des critiques sérieuses de la part de plusieurs auteurs, entre autres de la part de Balfour.

Balfour (9) tire les principaux de ses arguments du développement des Plagiostomes; je n'en citerai que quelques-uns. Il fait remarquer que la gouttière médullaire se ferme en avant plus tôt qu'en arrière, et que cette fermeture commence lorsque l'embryon est encore très court et avant que l'extrémité postérieure ait commencé à faire saillie au-dessus du vitellus. «Après que le canal médullaire est fermé et en continuité en arrière avec le tube digestif par le canal neurentérique, il est évidemment impossible qu'aucun accroissement de longueur ait lieu par conrescence. Si par conséquent l'opinion de His et de

Rauber est acceptée, il faudra soutenir qu'une faible partie du corps seulement se forme par concrescence, tandis que la plus grande partie de la région s'accroît par intussusception. » « Chez l'*Amphioxus*, dit plus loin Balfour, le blastopore est d'abord situé exactement à l'extrémité postérieure du corps, quoique plus tard il passe au côté dorsal, il se ferme presque avant l'apparition de la gouttière médullaire ou des somites mésoblastiques, et les replis médullaires n'ont rien à voir avec ses lèvres, si ce n'est qu'ils sont en continuité avec elles, en arrière exactement comme chez les Elasmobranches.

« Le vitellus nutritif, chez les Vertébrés, est situé à la face ventrale du corps et est enveloppé par le blastoderme, de sorte que, chez tous les Vertébrés à gros vitellus, les parois ventrales du corps sont évidemment complétées par la fermeture des lèvres du blastopore sur le côté ventral. Si His et Rauber ont raison, les parois dorsales sont aussi complétées par la fermeture du blastopore, de sorte que toute la paroi dorsale, aussi bien que la paroi ventrale de l'embryon, doit être formée par la concrescence des lèvres du blastopore, ce qui est évidemment une réfutation par l'absurde de toute la théorie. » (p. 287 et 288.)

On peut aussi opposer à la théorie de la concrescence des faits qui me paraissent lui être absolument contraires.

His, avec une patience admirable, s'est livré à de nombreuses mesures micrométriques et à des calculs pour déterminer la surface du blastoderme et le volume de l'embryon aux différents stades du développement. Il a mesuré l'épaisseur de l'ectoderme et de la couche inférieure du blastoderme, le volume des cellules de ces deux couches, et enfin le volume de l'embryon et du blastoderme extraembryonnaire sur des blastodermes mesurant $1^{\text{mm}},7$, $2^{\text{mm}},2$, $2^{\text{mm}},7$ et $3^{\text{mm}},2$ de diamètre. Ces embryons correspondaient à peu près aux stades A, B, C et D de la Truite, et il les désigne du reste par ces mêmes lettres.

Je ne puis rapporter ici toutes les mesures de His; je me contenterai de donner les conclusions auxquelles il a été amené, conclusions qu'il a résumées dans une note publiée dans *Internationale Fischerei. Ausstellung zu Berlin, 1880* (Schweiz.)

Le volume d'un embryon de Poisson, immédiatement après l'extension complète du blastoderme sur le vitellus, mesure environ 0,4 millimètre cube, celui de la paroi du sac vi-

tellin environ 0,4 millimètre cube; les deux volumes réunis représentent donc environ 0,55 millimètre cube. C'est un volume égal que possède déjà le germe avant le commencement de la formation de l'embryon, immédiatement après la fin de la segmentation. La transformation totale du germe en embryon et en paroi du sac vitellin a lieu sans que le volume total éprouve une augmentation perceptible. Dans le germe segmenté il y a les matériaux destinés à la constitution du corps, et il suffit de la transformation de ces matériaux pour donner naissance à l'embryon et à ses membranes. His compare ce processus à ce qui se passe lorsqu'un artiste modèle une sculpture avec une masse informe de terre glaise, sans prendre une nouvelle quantité de substance. Le volume des matériaux de formation ne reste constant que pendant la période de formation de l'embryon; pendant la segmentation, le volume du germe a à peu près doublé, et à partir de la période d'accroissement, la masse de l'embryon augmente naturellement d'une façon continue.

Je n'ai pas cherché à contrôler les mesures micrométriques de His, parce qu'elles demandent beaucoup de temps et beaucoup trop de peine pour le résultat forcément approximatif qu'elles peuvent donner. Je les admetts cependant comme exactes, et je vais chercher à démontrer qu'elles ne prouvent rien au sujet de la formation de l'embryon par concrescence.

His a donné la mesure des cellules embryonnaires jusqu'au stade D; il a trouvé que le volume moyen de ces éléments était :

	Ectoderme.	Couche inférieure.
Stade A.	18047 μ cubes. . . .	12120 μ cubes.
B.	5040	7238
C.	3482	4849
D.	1726	2144

En rapportant à 100 le volume des cellules au stade A, on trouve :

	Ectoderme.	Couche inférieure.
Stade A.	100.	100
B.	64.	60
C.	44.	40
D.	22.	18

Il résulte de ce tableau que les cellules diminuent de volume du stade A au stade D et qu'à ce dernier stade elles sont environ

quatre fois plus petites qu'à la fin de la segmentation. Le fait n'a rien qui doive surprendre, étant donnée la multiplication des cellules embryonnaires, multiplication qui se traduit sur les coupes par la présence d'un grand nombre de figures cytodierétiques. Il est évident que, puisque le volume total de la masse embryonnaire ne change pas et que le volume des éléments diminue, ceux-ci doivent augmenter de nombre.

Au stade D, le blastoderme ne recouvre encore que la moitié environ du vitellus, la partie céphalique de l'embryon est à peine ébauchée. His dit qu'au moment de la fermeture du blastoderme le volume total des éléments cellulaires n'a pas sensiblement augmenté, mais il ne donne pas les dimensions de ces éléments. Jusqu'à ce que l'extension du blastoderme ait atteint l'équateur de l'œuf, la surface du bourrelet marginal doit augmenter; elle diminue au contraire lorsque le bourrelet a dépassé l'équateur.

His a constaté que le bourrelet est formé au stade B par 10 ou 12 rangées de cellules, tandis qu'au stade D il n'en renferme plus que 4 à 6. L'épaisseur va encore en diminuant aux stades suivants; au stade F, je n'ai plus trouvé que 3 ou 4 rangées de cellules dans le bourrelet.

Je n'ai pas calculé le volume des cellules embryonnaires aux différents stades, je me suis contenté de prendre leur diamètre moyen. J'ai constaté, comme His, que les cellules diminuaient de volume, après la fin de la segmentation, pendant les premiers stades embryonnaires, mais qu'à partir des stades D et E leur diamètre ne varie plus. Du reste, à cette époque, les mesures deviennent très difficiles. Dès que se différencient les principaux organes de l'embryon, les résultats que peuvent donner les mesures micrométriques des cellules sont tout à fait illusoires. Les dispositions que prennent les cellules dans les organes altèrent complètement leur forme primitive plus ou moins arrondie ou polyédrique; les cellules allongées de l'axe nerveux de l'ectoderme, de la corde dorsale, ne sont plus comparables aux cellules non encore différenciées des premiers stades de l'embryon. Cependant en prenant le diamètre des cellules ectodermiques au stade D et des cellules hépatiques d'un jeune alevin récemment éclos, cellules qui représentent le volume moyen des éléments divers que constituent le corps,

j'ai trouvé comme mesure moyenne et constante $15\ \mu$. Les cellules cessent donc de diminuer de volume avant la formation complète de l'embryon et la fermeture du blastoderme.

Tant qu'il n'y a pas d'organes différenciés dans l'ébauche embryonnaire il est difficile de trouver des points de repère et de voir si ces points changent de position par rapport au bourrelet blastodermique. Cette observation est au contraire très facile dès que la corde dorsale et la vésicule de Kupffer

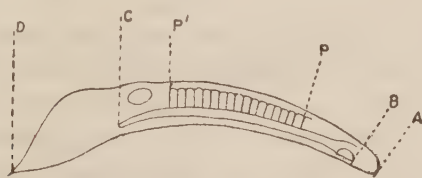


Fig. 28. — Coupe longitudinale d'un embryon de Truite : A, extrémité postérieure du bourgeon caudal ; B, extrémité postérieure de la vésicule de Kupffer ; C, extrémité antérieure de la corde dorsale ; D, extrémité antérieure de l'embryon ; P, dernière protovertèbre ; P', première protovertèbre.

deviennent nettement visibles soit sur des coupes transversales, soit sur des coupes longitudinales. A partir du stade E, j'ai pu mesurer sur des coupes longitudinales de différents embryons la distance AC qui sépare l'extrémité antérieure de la corde dorsale de l'extrémité postérieure de l'embryon et celle AB, qui sépare la paroi postérieure interne de la vésicule de Kupffer de cette même extrémité postérieure. J'ai mesuré également la distance CD qui sépare l'extrémité antérieure de la tête de l'embryon, et la distance qui sépare cette dernière extrémité de la vésicule auditive (fig. 28).

Ces mesures montrent que, tandis que la longueur totale de l'embryon s'accroît de $1^{\text{mm}},90$, du stade E au stade H, la distance qui sépare la vésicule de Kupffer de la partie postérieure du bourgeon caudal n'augmente que de $0^{\text{mm}},055$. Cette partie postérieure de l'embryon n'a donc qu'une croissance insignifiante par rapport à celle du reste du corps. Ryder (154), chez le *Belone longirostris* figure aussi la vésicule de Kupffer à une distance à peu près constante du bord du blastoderme.

La comparaison des valeurs de la distance CD, qui mesure la longueur de la tête, montre également que la partie de l'embryon comprise entre la terminaison antérieure de la corde

dorsale et l'extrémité céphalique n'augmente pas sensiblement pendant l'extension du blastoderme sur le vitellus. Chez un embryon assez avancé, quelques jours après la fermeture du blastoderme, j'ai trouvé que la distance CD était encore de $0^{\text{mm}},76$ tandis qu'elle était de $0^{\text{mm}},60$ au stade E.

C'est donc dans la région BC, comprise entre la partie postérieure de la vésicule de Kupffer et l'extrémité antérieure de la corde dorsale que se fait le principal allongement de l'embryon.

Le nombre des protovertèbres augmente assez rapidement ainsi que je l'ai déjà dit, pendant l'extension du blastoderme : au stade E, il y en a 3 à 4 de chaque côté de l'axe nerveux ; à la fermeture du blastoderme, l'embryon en possède environ 24 paires. Il est très difficile de déterminer la région dans laquelle se forment de nouvelles protovertèbres.

Fol (51) a cherché expérimentalement à trouver le mode d'apparition des protovertèbres dans l'embryon de Poulet ; en marquant au thermocautère, sur les côtés de l'aire embryonnaire, le point où se trouvent les première protovertèbres, il a constaté que ces protovertèbres sont celles du cou ou même de la région céphalique. Fol admet que l'embryon des Vertébrés commence par n'être pour ainsi dire qu'une tête derrière laquelle apparaît de proche en proche le reste du corps. L'observation de Fol confirme ce qui est généralement admis par la plupart des auteurs à savoir que les protovertèbres se développent d'avant en arrière.

En est-il de même chez les Poissons osseux ? Chez un embryon de Truite du stade E ayant trois paires de protovertèbres, CP', qui mesure la distance de l'extrémité céphalique de l'embryon à la première protovertèbre antérieure, est d'environ 1^{mm} . Au stade F, chez un embryon à six paires de protovertèbres, CP' est encore de 1^{mm} . Au stade H, chez un embryon à vingt-deux paires de protovertèbres CP, est de $1,1^{\text{mm}}$. Ces mesures prouvent que la première protovertèbre antérieure reste à une distance à peu près constante de l'extrémité antérieure de l'embryon ; il me semble donc logique d'admettre qu'il ne se forme pas de nouvelle protovertèbre en avant de la première des trois qui existent au stade E. Cette première protovertèbre antérieure se trouve, en effet, aux stades suivants, à quelque distance en

arrière de la vésicule auditive et immédiatement en arrière de l'extrémité postérieure de l'intestin antérieur. La segmentation transversale des plaques mésodermiques en protovertèbres se fait donc chez les Téléostéens, de même que chez le Poulet, d'avant en arrière.

Si d'un autre côté on mesure la distance AP qui sépare la dernière protovertèbre de l'extrémité postérieure de l'embryon, on trouve qu'elle est en moyenne de $0^{\text{mm}},65$ depuis l'apparition des protovertèbres, c'est-à-dire depuis le stade E jusqu'à la fermeture du blastoderme et même quelque temps après. La dernière protovertèbre reste donc pendant les premiers stades du développement de l'embryon à une distance constante de l'extrémité postérieure du corps, comme la première protovertèbre antérieure reste à une distance constante de l'extrémité antérieure de l'embryon. Puisque ni l'extrémité antérieure ni l'extrémité postérieure de l'embryon ne s'accroissent, on devrait en conclure que la partie moyenne subit seule de l'allongement. S'il en est ainsi, les nouvelles protovertèbres ne peuvent provenir que d'une division des protovertèbres préexistantes, car celles-ci sont exactement contiguës. Or, on ne voit jamais une protovertèbre se diviser pour donner naissance à deux autres. Le diamètre des protovertèbres diminue du stade E au stade H, mais leur hauteur augmente; il y a simplement déplacement des éléments qui les constituent. Il est donc impossible d'admettre que de nouvelles protovertèbres prennent naissance entre la première et la dernière. On se trouve donc amené par le raisonnement à déclarer que l'embryon ne s'accroît ni par sa partie céphalique, ni par sa partie moyenne, ni par sa partie postérieure, ce qui est évidemment absurde. Le raisonnement pêche donc par sa base.

La valeur constante de la distance AP, qui sépare la dernière protovertèbre de l'extrémité caudale de l'embryon, ne prouve pas, en effet, que cette partie de l'embryon ne s'accroisse pas. Tandis que du côté de la tête il y a des organes nettement différenciés qui servent de point de repère et permettent de constater que la première protovertèbre conserve les mêmes rapports avec ces organes; à la partie postérieure de l'embryon il existe, entre la dernière protovertèbre et la vésicule de Kupffer, un espace d'environ $0^{\text{mm}},45$ dans lequel, à part l'axe

nerveux et la corde dorsale qui ont la même structure que dans le reste de l'embryon, on ne trouve que les lames mésodermiques non différenciées. Il peut donc se produire, entre la vésicule B et la dernière protovertèbre P, un allongement qui passera inaperçu s'il se forme en même temps une protovertèbre, et si l'épaisseur de cette nouvelle protovertèbre correspond précisément à l'accroissement de l'espace BC.

Cette hypothèse, la seule qui me paraisse acceptable, n'est pas une simple vue de l'esprit, elle repose sur un fait d'observation. Lorsqu'on examine des coupes longitudinales d'un embryon pourvu de protovertèbres, on constate que la partie antérieure de la lame mésodermique qui fait suite aux protovertèbres présente un léger renflement d'une épaisseur égale à celle des protovertèbres, et dans lequel les cellules commencent à se disposer radiairement autour d'un centre; le renflement est souvent séparé virtuellement du reste de la lame mésodermique par une ligne à peine visible : il ne peut y avoir de doute qu'on ait sous les yeux une protovertèbre en voie de formation.

L'embryon des Téléostéens s'accroît donc jusqu'à la fermeture du blastoderme par la partie qui est comprise entre la vésicule de Kupffer et les protovertèbres, de nouveaux somites se formant constamment à la partie antérieure de cette région au fur et à mesure qu'elle s'accroît; ce fait me semble nettement établi par les mesures que j'ai rapportées plus haut. Voyons maintenant si cette donnée est compatible avec la théorie de His.

Si la théorie de la concrescence de l'embryon est vraie, cette concrescence ne peut se produire qu'en avant de la vésicule de Kupffer. Si, en effet, la réunion des deux moitiés du bourrelet blastodermique avait lieu en arrière de cette vésicule, celle-ci devrait s'éloigner de plus en plus de l'extrémité caudale, dans la suite du développement embryonnaire, ce qui est contraire à l'observation; admettons donc que la réunion des deux moitiés du bourrelet se fait en avant de la vésicule et que l'extrémité postérieure de l'embryon reste enchâssée dans l'anse formée par le bord externe du bourrelet blastodermique, il faut examiner comment peut se faire cette réunion.

Le bourrelet est formé comme on sait de deux couches, l'une

supérieure ectodermique, l'autre inférieure provenant de la réflexion de la première et qui représente l'endoderme primaire de l'embryon. La réunion des deux moitiés du bourrelet peut se faire de deux manières différentes. 1° Les deux moitiés s'accolent par leur bord externe sur la ligne médiane de manière à former une masse cellulaire axiale, se continuant latéralement en deux lames, l'une ectodermique, l'autre endodermique. 2° Les deux couches qui contiennent le bourrelet se fusionnent avant la réunion des deux moitiés du bourrelet sur la ligne médiane, pour constituer après cette réunion une masse de cellules indifférentes qui pourront alors se différencier en cellules ectodermiques, mésodermiques et endodermiques.

La première hypothèse est inadmissible, car les coupes pratiquées en avant de la vésicule de Kupffer montrent l'axe nerveux, la corde dorsale avec ses cellules caractéristiques, les lames mésodermiques et l'endoderme nettement différenciés. La seconde ne me paraît pas plus acceptable que la première, car il faudrait alors supposer que les cellules embryonnaires du bourrelet se différencient, au moment même de la fusion des bords du bourrelet, en éléments histogéniques aussi différents que ceux qui constituent l'axe nerveux et la corde dorsale.

On peut encore admettre que les deux moitiés du bourrelet ne forment que les parties latérales de l'embryon, l'axe nerveux et la corde dorsale s'accroissant sur la ligne médiane par intussusception. En faveur de cette hypothèse on peut invoquer l'observation de Ryder (156) relative au développement de l'*Eleuthero canadensis*. Cet auteur a vu sur des œufs dont le blastoderme était sur le point de se fermer, les deux moitiés du bourrelet se continuer distinctement avec l'embryon comme les deux branches d'un Y renversé. Ces deux moitiés du bourrelet présentaient une segmentation en somites jusqu'à une certaine distance en arrière de l'embryon. Dans l'angle aigu formé par les deux branches de l'Y, il y avait un espace losangique, formé de cellules reposant sur le vitellus et dans lequel Ryder pense avoir vu la vésicule de Kupffer et un cordon axial qu'il croit être la corde dorsale. L'auteur américain trouve que son observation confirme bien la théorie de His et Rauber; il reconnaît cependant que la masse cellulaire entre les deux moitiés du blastoderme est un peu embarrassante. Pour lui, la segmenta-

tion en somites des bords du blastoderme est une simple accélération ou précipitation dans le mode habituel du développement. Il pense que le fait observé chez l'*Elecate* est une sérieuse objection à la théorie de Balfour qui fait accroître l'embryon à partir du bord de blastoderme, sans l'adjonction d'éléments provenant du bourrelet. Cependant Ryder ne repousse pas entièrement cette théorie et il tend à la concilier avec celle de la conecrescence; il est probable, dit-il, que l'embryon s'accroît à la fois par intussusception d'arrière et en avant à partir du bord du blastoderme et par coalescence des deux moitiés de ce dernier, non sur la ligne médiane, mais par une fusion graduelle comme se ferme le blastopore sur le vitellus.

La formation de la partie postérieure de l'embryon par l'adjonction du bourrelet blastodermique est indiscutable. Tous les auteurs ont constaté qu'au moment de la fermeture du blastoderme, le bourrelet constitue en arrière du bourgeon caudal un petit anneau plus ou moins elliptique, dont le grand axe est dirigé suivant l'axe de l'embryon. Les bords de cet anneau se rapprochent de la ligne médiane en même temps que le grand diamètre diminue; ils se fusionnent et forment une masse cellulaire qui se soude intimement au bourgeon caudal, de manière à ne faire qu'un tout homogène. Il est très facile de suivre cette fusion sur des coupes longitudinales ou transversales de la fin du stade H, telles que celles que nous avons déjà décrites (Planches, fig. 97 et 98).

Je rapellerai que lorsque les deux moitiés du bourrelet blastodermique se réunissent sur la ligne médiane, au dessous de la tente formée par la membrane enveloppante, les deux masses ectodermiques se soudent pour constituer une masse unique de cellules indifférentes qui émet de chaque côté une lame endodermique primaire s'étendant à une certaine distance au dessous de l'ectoderme. On peut suivre pas à pas, sur des coupes, la fusion des deux bords du bourrelet. Si une fusion semblable avait lieu, dans l'hypothèse de la conecrescence, en avant de la vésicule de Kupffer, on devrait retrouver dans cette région la même disposition des cellules et des feuilletts qu'on trouve là où se fait réellement la fusion. Nous avons déjà dit que cette disposition n'existait pas en avant de la vésicule de Kupffer, il faut donc admettre que seule l'extrémité postérieure de l'em-

bryon se forme par coalescence des bords du bourrelet, en arrière du bourgeon caudal, au niveau du trou vitellin.

La théorie de His étant contraire aux faits d'observation, les hypothèses de Kupffer et d'Oellacher restent seules en présence. Toutes deux sont compatibles avec le résultat de mes recherches sur le mode d'accroissement de l'embryon.

Il est difficile, sinon impossible, d'établir le véritable mode d'extension du blastoderme sur le vitellus d'après les observations faites sur les œufs des Salmonides ou tout autre œuf de Poisson de forme sphérique. Mais Miecz. von Kowalewski (103) me paraît avoir heureusement tourné la difficulté en prenant comme objet d'étude les œufs de forme ellipsoïdale du *Carassius auratus* et d'une espèce pélagique, indéterminée, provenant de Trieste. Sur ces œufs, dans lesquels les extrémités des axes inégaux de l'ellipsoïde servent de points de repère, von Kowalewski a constaté que, pendant la segmentation jusqu'au moment de la différenciation des feuilletts embryonnaires, le blastoderme s'accroît également par toute sa périphérie, suivant le schéma de Kupffer; mais que, lorsque les feuilletts sont constitués, l'extrémité caudale de l'embryon reste fixée sur un point du vitellus, et que, par conséquent, à partir de ce moment l'extension du blastoderme se fait d'après le schéma d'Oellacher. Il me paraît très probable qu'il en est de même pour les œufs des autres Poissons et en particulier des Salmonides.

XII. — CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES.

La comparaison des premiers stades de l'évolution des Poissons osseux avec ceux des autres Vertébrés, et surtout des autres Poissons, a déjà été faite par plusieurs auteurs; je rappellerai ici brièvement les faits connus et je n'insisterai que sur les points encore en discussion.

L'œuf des Téléostéens est un œuf méroblastique comme celui des autres Poissons; la segmentation y est donc partielle et n'intéresse que le germe. La formation des cellules aux dépens du parablaste montre que la substance plastique n'est pas nettement séparée du vitellus nutritif, comme on le pensait autrefois. Les recherches de Balfour (8) pour les Pla-

giostomes, de Sarasin (164) pour les Reptiles, et de Waldeyer (193) pour les Oiseaux, ont prouvé qu'il en est de même pour les œufs méroblastiques des autres Vertébrés, et que des cellules, qui viennent s'ajouter aux sphères de segmentation du germe, prennent naissance dans le vitellus au pourtour et au-dessous du germe. Dans les œufs à segmentation inégale des Amphibiens, des Ganoïdes et des Cyclostomes, la substance plastique est plus abondante et plus intimement mélangée à la substance vitelline, et toute la masse des grosses sphères de segmentation doit être assimilée à la couche parablastique des œufs méroblastiques. Dans ces œufs, cette masse de cellules parablastiques joue un rôle important pour la formation de l'embryon, puisqu'elle constitue une partie de l'endoderme; chez les Sauropsides et les Plagiostomes, la couche parablastique perd déjà de son importance et ne prend qu'une faible part à la formation de l'embryon; chez les Téléostéens, le parablaste est encore moins développé et n'entre pas dans la constitution de l'embryon, à part les quelques cellules qu'il fournit au germe segmenté pendant un temps plus ou moins long, suivant les espèces. On peut donc le considérer comme une sorte d'organe atavique représentant la masse des grosses sphères de segmentation des œufs des Cyclostomes et des Ganoïdes (1).

Les deux premiers stades de la segmentation n'offrent rien de particulier chez les Poissons osseux, mais présentent de l'intérêt par suite de la relation que certains auteurs ont cru trouver entre la direction du premier sillon de segmentation et la direction ultérieure de l'embryon. Suivant Rauber (141-142), chez la Grenouille, le premier sillon de segmentation divise l'œuf en deux moitiés dont l'une correspond à la future région céphalique de l'embryon, l'autre à la future région caudale; le premier sillon de segmentation serait donc, d'après lui, perpendiculaire à l'axe de l'embryon. Pflüger (126), Roux (151, *bis*), ont une manière de voir tout à fait différente; pour eux, le premier sillon est dirigé suivant l'axe longitudinal de l'embryon.

(1) Au point de vue de la segmentation, l'œuf du Lépidostée, dont le développement a été suivi d'une manière incomplète par Balfour et Parker (10), est celui qui se rapproche le plus de celui des Téléostéens. Chez le Lépidostée, la masse vitelline ne subit qu'une fragmentation imparfaite.

Agassiz et Whitman (1) admettent que, chez le *Ctenolabrus*, le premier sillon est antéro-postérieur; au contraire, Fusari (52) a vu que, chez le *Cristiceps argentatus*, le premier sillon est dirigé suivant le petit diamètre de l'ellipse du germe; cet auteur se range à l'opinion de Rauber pour la Grenouille, et pense que le premier sillon est transversal par rapport à l'embryon. Je n'ai pu faire aucune observation de ce genre sur les œufs que j'ai eus à ma disposition; les œufs des Salmonides sont trop volumineux pour pouvoir être observés par transparence et se développent trop lentement pour qu'il soit possible de suivre un germe, depuis le début de la segmentation jusqu'à l'apparition de l'embryon. Les œufs de l'Épinoche, quoique transparents, présentent aussi l'inconvénient d'évoluer lentement. En présence des résultats contradictoires Rauber et de Fusari, d'une part, de Pflüger, Roux, Agassiz et Whitman, d'autre part, on voit qu'il est impossible actuellement d'établir une relation entre la direction du premier sillon de segmentation et celle de l'axe de l'embryon. Je ne crois pas, du reste, que la solution de cette question présente une importance capitale, parce qu'on ne peut en tirer une conclusion générale.

Dans ses belles recherches de tératogénie expérimentale sur les Ascidies, Chabry (32) a établi sûrement que le premier plan de segmentation est le plan méridien de la larve; en détruisant l'un des deux premiers blastomères, il a toujours obtenu des demi-individus. L'observation de Chabry vient donc à l'appui de celles de Pflüger et Roux, d'Agassiz et Whitman; mais, d'un autre côté, Hallez (64) a vu que, chez l'Ascaride lombricoïde, le premier sillon sépare le futur ectoderme du futur endoderme, et que le second sillon divise l'ectoderme en une partie céphalique et une partie caudale. On sait aussi que, chez beaucoup d'autres Invertébrés, le premier plan de segmentation divise l'œuf en deux moitiés inégales, dont l'une est l'origine de l'endoderme, l'autre l'origine de l'ectoderme. Enfin, je rappellerai que, suivant C.-K. Hoffmann (89), le premier plan de segmentation, chez certains Poissons, sépare le germe du parablaste. On voit donc que, en admettant comme démontrée, ce qui me paraît prématuré, l'existence, pour une même espèce animale, d'une relation constante entre le premier plan de

segmentation et l'axe de l'embryon, on n'en peut tirer aucune loi générale.

La direction de l'axe embryonnaire à la surface du blastoderme chez les Salmonides ne commence à devenir visible que lorsque le germe segmenté présente à sa périphérie une partie plus épaisse. Sur des œufs de *Carassius auratus*, von Kowalewski (103) a pu reconnaître la portion épaissie déjà au stade IV et au stade VIII. Il a reconnu que la segmentation marchait plus vite à la partie postérieure de l'embryon qu'à la partie antérieure, et qu'on pouvait ainsi déterminer de bonne heure l'axe du futur embryon.

Le stade VIII, chez les Téléostéens, par la disposition particulière des sillons, a été jusqu'à présent regardé comme spécial à ces animaux. Une observation intéressante de Ryder (160) a montré cependant que cette manière de voir était trop exclusive. L'auteur américain a constaté, en effet, sur l'œuf de la *Raia erinacea* l'existence d'un stade VIII, identique à celui des Téléostéens; les sillons de troisième ordre étaient parallèles au premier sillon et perpendiculaires au second. Du reste, les variations que j'ai notées dans les premiers stades de la segmentation du germe de la Truite prouvent qu'il ne faut pas attacher une trop grande importance à la disposition des premiers sillons.

Il n'existe pas, chez les Salmonides, de cavité de segmentation comparable à celle de l'*Amphioxus*, des Cyclostomes, des Ganoïdes et des Amphibiens. Chez les Plagiostomes, il apparaît tardivement une cavité dans l'épaisseur du feuillet profond; cette cavité ne tarde pas à se transformer en cavité sous-germinale ou germinative. L'œuf des Sauropsides ne présente pas de cavité de segmentation bien nette. M. Duval (44) a décrit chez les Oiseaux une fente horizontale linéaire, au dessous de l'ectoderme, s'effaçant presque aussitôt après son apparition, et qu'il considère comme une cavité de segmentation. La cavité germinative est, au contraire, bien développée comme chez les Poissons osseux.

Certains embryologistes, guidés par des idées théoriques, ont distingué avec soin la cavité de segmentation de la cavité germinative. Cette distinction me paraît un peu subtile. Les deux espèces de cavité se forment, en effet, par un processus identi-

que; l'une et l'autre sont produites par une accumulation de liquide dans un espace compris entre les sphères de segmentation et résultant de la disposition que prennent ces sphères.

La seule différence qui existe entre la cavité de segmentation et la cavité germinative, c'est que la première apparaît de très bonne heure, dès les stades IV et VIII, tandis que la seconde ne se forme que plus tard, vers la fin de la segmentation. La cavité de segmentation est située entre les cellules ectodermiques et les cellules endodermiques, la cavité germinative entre la face profonde du germe et le parablaste; celui-ci représentant la masse endodermique, il en résulte que les deux cavités occupent dans l'œuf une position identique.

La formation des feuillets embryonnaires aux dépens du germe segmenté, telle que je la comprends, chez les Téléostéens, peut-elle être comparée à celle de ces mêmes feuillets, chez les autres Vertébrés? Malgré les travaux nombreux et considérables publiés depuis quelques années sur l'embryogénie des Vertébrés, l'état de nos connaissances sur l'origine des feuillets est encore trop peu avancé pour qu'une semblable étude puisse être entreprise avec fruit. Les mêmes divergences d'opinion que j'ai signalées, relatives à la formation des feuillets chez les Poissons osseux, se retrouvent pour les autres classes de Vertébrés; elles ont été résumées récemment par Assaky (2) dans un travail spécial. Aussi me bornerai-je ici à examiner si le résultat de mes recherches sur les Salmonides permet de rapprocher le développement de ces animaux de celui des autres Poissons,

A la fin de la segmentation, le germe des Téléostéens se présente sous la forme d'une calotte, dont les bords épaissis reposent sur le vitellus, ou plutôt sur le parablaste, et séparée de ce parablaste, sur le reste de son étendue, par la cavité germinative. Il est comparable, sous cette forme, à celui des Plagiostomes, lorsque la cavité de segmentation s'est transformée en cavité germinative. Il correspond au toit de la cavité de segmentation des Ganoïdes, des Cyclostomes, formé par les petites sphères de segmentation; le parablaste, ainsi que j'en ai dit plus haut, est l'homologue des grandes sphères de segmentation. Le germe des Téléostéens représente aussi la blastula

de l'*Amphioxus*, qui serait largement ouverte à sa partie inférieure, dans la future région endodermique, et dont l'ouverture embrasserait une partie du globe vitellin.

Lorsque se produit à la périphérie du germe la réflexion de l'ectoderme qui donne naissance à l'endoderme primaire, le blastodisque des Poissons osseux est encore comparable à celui des autres Poissons, mais nous voyons apparaître des différences assez notables dans le mode de formation de l'endoderme. Chez les Plagiostomes, le blastoderme présente en un point de sa périphérie, comme chez les Téléostéens, un épaississement à l'endroit où apparaîtra l'embryon. C'est le *rebord terminal de l'embryon* de Balfour (8). Le rebord formé par l'ectoderme réfléchi et par les cellules de segmentation indifférentes est soulevé au dessus du vitellus, il en résulte qu'il existe une cavité entre la face inférieure du rebord et le parablaste sous-jacent. Ce rebord, suivant la généralité des embryogénistes, représente la portion dorsale de la lèvre du blastopore de l'*Amphioxus*, des Cyclostomes et des Ganoïdes; la cavité est l'intestin primordial (*protogaster* de Hæckel) (*Urdarm*, des auteurs allemands *mésentéron* de Balfour).

Chez les Téléostéens la partie embryonnaire du bourrelet blastodermique, homologue du rebord terminal de l'embryon des Plagiostomes, ne se soulève pas au dessus du vitellus, et reste appliquée sur le parablaste; il n'existe donc pas chez ces animaux de cavité de l'intestin primordial. J'ai démontré, en effet, l'erreur de Cunningham (34) qui a voulu voir dans la vésicule de Kupffer l'homologue de la cavité comprise entre le rebord terminal et le parablaste chez les Plagiostomes. La gastrula des Poissons osseux est, comme l'a bien vu Hæckel, une véritable discogastrula qui, par son mode de formation et par sa constitution, se rapproche beaucoup plus de la gastrula type de l'*Amphioxus* que celle des autres Poissons.

Si l'on suppose, en effet, la blastula de l'*Amphioxus* ouverte à sa partie inférieure et s'invaginant autour d'une sphère (vitellus et parablaste) on aura une image exacte de la gastrula des Téléostéens : à mesure que la blastula s'étend à la surface de la sphère, la partie invaginée de l'ectoderme descend à la surface de celle-ci mais les bords libres des deux replis d'invagination ne peuvent se rejoindre au fond de la gastrula, par suite de la présence de

la sphère vitelline et de l'accroissement rapide de l'ectoderme au pôle supérieur de l'œuf. L'intestin primordial, le protogaster, est rempli par la masse vitelline, et la bouche de la gastrula (anus de Rusconi) est le blastopore vitellin, qui se ferme en arrière de l'embryon, au stade H, chez les Salmonides.

Si la gastrula des Poissons osseux est voisine de celle de l'*Amphioxus*, la formation ultérieure de l'embryon, aux dépens de la gastrula, s'éloigne plus de celle du type de l'*Amphioxus* que la formation de l'embryon des autres Poissons. Chez ceux-ci le protogaster prend part directement à la formation de l'intestin définitif; chez les Téléostéens, au contraire, la cavité digestive est une formation secondaire et résulte d'une invagination de la cavité virtuelle de la gastrula. L'embryon de l'*Amphioxus*, des Plagiostomes, des Cyclostomes et des Ganoides, de même que celui des Amphibiens, se développe sur le bord de la bouche de la gastrula et la gouttière médullaire communique avec le protogaster par la lèvre dorsale du blastopore. Cependant, chez les Plagiostomes, Balfour (8) a montré que l'embryon cesse bientôt d'être en rapport avec le blastopore, par suite de la fermeture partielle de ce dernier, en arrière de l'embryon, avant que le blastoderme ait recouvert la totalité du vitellus. On sait que Balfour a assimilé la bandelette, résultant du rapprochement des lèvres du blastopore en arrière de l'embryon, à la ligne primitive des Vertébrés supérieurs, et que cette manière de voir a été adoptée par la plupart des embryogénistes. Chez les Plagiostomes, la ligne primitive se forme donc après l'embryon, tandis que chez les Amniotes elle précède l'apparition de l'embryon.

L'embryon des Téléostéens est en rapport, comme celui des autres Poissons, avec le bourrelet blastodermique, c'est-à-dire avec la lèvre du blastopore. Mais le sillon médullaire superficiel, homologue de la gouttière médullaire des autres Vertébrés, n'arrive jamais, ainsi que nous l'avons vu, jusqu'au blastopore; il en est toujours séparé par le bourgeon caudal. Celui-ci occupe donc, par rapport à l'embryon, la même situation que la bandelette postembryonnaire des Plagiostomes, et que la ligne primitive des Amniotes. Le bourgeon caudal apparaît de très bonne heure, dès le stade B, peut-être même plus tôt, en tout cas avant l'apparition du sillon médullaire.

D'un autre côté, j'ai montré que la structure du bourgeon caudal était identique à celle de la tête de la ligne primitive des Vertébrés supérieurs. Toutes ces raisons m'ont conduit à admettre, dès 1885, (75) que la formation de l'embryon des Téléostéens était précédée de celle d'une ligne primitive très réduite, représentée par le bourgeon caudal. Depuis lors, toutes les observations que j'ai faites sont venues corroborer cette opinion. Parmi ces observations, j'en citerai une qui me paraît avoir une valeur particulière.

Sur un blastoderme du stade A, détaché du vitellus et examiné par transparence dans le baume du Canada, j'ai vu, sur le bord externe de la partie la plus épaissie du bourrelet blastodermique, c'est-à-dire au point où apparaît le bourgeon caudal, une petite encoche à peine marquée. Les cellules marginales du bourrelet convergeaient vers le sommet de l'encoche, et leur disposition indiquait qu'il existait en cet endroit une petite invagination de la lèvre du blastopore vers le centre du blastoderme. Je n'ai pu malheureusement répéter cette observation, parce qu'il est très difficile de séparer le blastoderme du vitellus en lui conservant l'intégrité de ses contours. Je ne puis donc dire si l'existence de l'encoche est normale au stade A. Si la présence de cette invagination était constante, elle indiquerait qu'il se produit de très bonne heure, à la partie postérieure du futur embryon, un phénomène semblable à celui qui s'observe au niveau de la bandelette postembryonnaire des Plagiostomes, à savoir la fermeture d'une petite portion du blastopore. Quant à l'épaississement du bourrelet blastodermique constituant le bourgeon caudal, il résulte évidemment d'une prolifération active des cellules embryonnaires au niveau de l'invagination.

L'apparition de l'embryon des Téléostéens est donc précédée, comme celle des Amniotes, de la formation d'une ligne primitive; tandis que chez ces derniers, la ligne primitive résulte de la fermeture complète du blastopore; chez les Téléostéens, elle n'est constituée que par une sorte de repli à peine marqué, des bords du blastopore; le blastopore vitellin se confond avec la bouche de la gastrula, et se ferme exactement en arrière de la ligne primitive (bourgeon caudal) comme chez les Plagiostomes. Chez les Amniotes, au contraire, le blastopore vitellin

ou ombilical, est distinct du blastopore vrai, ou bouche de la gastrula. Enfin, chez l'*Amphioxus*, les Cyclostomes et les Amphibiens, il ne se forme pas de ligne primitive proprement dite, puisque la bouche de gastrula persiste jusqu'à la fermeture du canal neural, et que celui-ci communique avec la cavité de la gastrula par le canal neurentérique. On ne saurait, en effet, considérer comme une ligne primitive ce que miss Johnson (92) décrit comme représentant cet organe chez le Triton; la fusion des feuilletts blastodermiques, en avant de la lèvre antérieure du blastopore, résulte de la constitution même de cette lèvre produite par la réflexion de l'ectoderme : ce qui représente chez les Amphibiens et les Cyclostomes la ligne primitive c'est, ainsi que l'a dit M. Duval (42), en 1880, le blastopore tout entier; mais ce blastopore ne se ferme que tardivement, lorsque l'embryon est déjà bien développé, et si, au moment de sa fermeture, il se présente sous la forme d'une petite fente pouvant être alors assimilée à une ligne primitive, celle-ci n'a qu'une existence très courte, et en tout cas est postembryonnaire comme celle des Plagiostomes.

La conception de la ligne primitive des Poissons osseux, celle que je viens de formuler, est absolument différente de celle de Kupffer (106) que j'ai exposée précédemment. Cet auteur considère, en effet, comme ligne primitive le sillon médullaire primaire qui serait, d'après lui, une invagination ectodermique. J'ai réfuté sa manière de voir, je n'y reviendrai pas ici. Kollmann (100) admet aussi l'existence d'une ligne primitive chez les Téléostéens. Suivant lui, cette ligne primitive serait représentée par une petite dépression linéaire qui existerait entre le sillon médullaire et le bourgeon caudal : celui-ci ferait également partie de la ligne primitive. Son opinion se rapproche donc de celle de Kupffer, mais suivant lui la ligne primitive serait moins étendue. Kollmann a observé cette dépression sur des embryons de Saumon; je n'ai jamais rien vu de semblable chez la Truite. L'existence de la dépression serait-elle démontrée chez le Saumon, de même que chez le Brochet, d'après Kupffer, et chez d'autres Poissons, il ne s'en suivrait pas qu'elle puisse être assimilée à la ligne primitive; elle indiquerait seulement que, chez certains Poissons, il se produit une invagination secondaire de l'ectoderme, analogue à celle qui donne

naissance chez les Vertébrés supérieurs au canal neurentérique (4).

L'évolution et la signification du canal neurentérique des Vertébrés est encore très obscure. Chez l'*Amphioxus*, les Cyclostomes, les Ganoïdes, les Plagiostomes et les Amphibiens, ce canal est une formation primaire; il résulte du développement du sillon médullaire en rapport direct avec le blastopore. Mais chez les Amniotes, il paraît être une formation secondaire. Si, en effet, le canal neurentérique peut être considéré théoriquement comme la partie antérieure de la ligne primitive, c'est-à-dire la partie de la bouche de la gastrula en rapport avec la gouttière médullaire, on sait cependant par les recherches de Gasser et de Braun chez les Oiseaux de Balfour (9) et de Strahl (181-184) chez les Reptiles, que le canal neurentérique n'apparaît généralement chez ces animaux qu'à une période avancée du développement et qu'il peut y avoir formation successive de plusieurs canaux neurentériques. On est donc en droit de se demander, si dans ce cas, le canal neurentérique ne proviendrait pas d'une invagination tardive de l'ectoderme mettant en communication le système nerveux avec la cavité digestive. Un phénomène semblable pourrait se produire chez les Poissons osseux en avant de la ligne primitive (bourgeon caudal), au niveau de la vésicule de Kupffer, comme paraissent le démontrer les observations de Kupffer.

Le canal neurentérique résulterait alors de la formation d'une gastrula secondaire, absolument distincte de la gastrula primitive ou discogastrula. Suivant cette manière de voir, la discogastrula devrait être considérée comme une forme larvaire analogue à la larve des Échinodermes, par exemple, sur laquelle se développe ensuite l'embryon proprement dit.

Je n'insisterai pas davantage sur ces considérations théoriques, qui, je le répète, étant donné l'état actuel de nos connaissances sur les premiers phénomènes du développement des Vertébrés, ne peuvent conduire à aucune généralisation sé-

(1) Dans une note publiée en 1880 (69) je considérais cette invagination secondaire comme l'homologue de l'intestin primitif des Cyclostomes et des Amphibiens, et son orifice extérieur, que j'avais constaté chez la Perche, comme représentant l'anus de Rusconi. On voit, d'après ce qui précède, que j'ai modifié ma manière de voir.

rieusement fondée sur des faits d'observation incontestables, et je reviens à la formation des feuillets embryonnaires chez les Poissons.

Lorsque l'ectoderme s'est réfléchi pour former l'endoderme primaire et qu'apparaît le premier rudiment embryonnaire, celui-ci a la même constitution chez les Poissons osseux que chez les Plagiostomes, les Cyclostomes et les Ganoïdes, mais tandis que, chez ces derniers, l'endoderme continue à se développer dans sa portion ventrale de la cavité digestive, aux dépens des cellules parablastiques, ou des grandes cellules de segmentation, chez les Téléostéens le feuillet interne primaire est définitivement constitué et ne reçoit plus de cellules parablastiques. Chez tous les Poissons, l'endoderme primaire se dédouble ensuite en mésoderme et en corde dorsale. La différenciation du feuillet moyen et de la corde dorsale se fait simultanément d'arrière en avant, à partir de la lèvre du blastopore, chez les Plagiostomes, les Cyclostomes et les Ganoïdes à partir du bourgeon caudal chez les Téléostéens. Les deux lames mésodermiques apparaissent isolément de chaque côté de la corde dorsale.

Chez l'*Amphioxus*, on sait, depuis les belles recherches de Kowalevsky (101) et de Hatschek (65), que les masses mésodermiques et la corde dorsale prennent naissance sous forme de trois diverticulums creux de l'endoderme. Les frères Hertwig (80) ont voulu retrouver un mode de développement semblable chez les autres Vertébrés. La théorie du cœlome, résumée par O. Hertwig dans son *Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte*, 1886, difficile à admettre pour les Plagiostomes, ne me paraît pas pouvoir être appliquée aux Téléostéens. Chez ces animaux, les lames mésodermiques résultent d'une délamination de l'endoderme primaire, et en aucun point de l'embryon on ne voit se produire de diverticules creux, ni de plis d'invagination de l'endoderme. La cavité générale du corps, le cœlome, comme celle de la cavité digestive, est une formation secondaire : elle se produit dans l'épaisseur de chaque lame mésodermique, par simple écartement des deux couches cellulaires. L'existence d'un mésenchyme, c'est-à-dire d'un tissu formé de cellules amiboïdes de provenances diverses, est, au contraire, probable chez les Poissons osseux, comme chez les

autres Vertébrés. J'ai indiqué, en effet, la présence de cellules migratrices dans diverses régions, entre autres dans la tête, où le tissu conjonctif et ses dérivés semblent provenir de cellules détachées du mésoderme et de l'endoderme primaire. En tout cas, je ne saurais accepter l'origine parablastique des cellules du mésenchyme, origine soutenue par Waldeyer (193), Rückert (150-151) et Hertwig (79-80). Les cellules du mésenchyme des Poissons osseux ont pour origine des feuillettes, provenant des cellules de segmentation.

Je ne reviendrai pas ici sur le développement des différents organes. Nous avons vu que chez les Poissons osseux, chacun des trois feuillettes donne naissance aux mêmes organes que chez les autres Poissons et les autres Vertébrés. Mais le processus de formation d'un certain nombre de ces organes est différent. Ce qui caractérise le développement de l'embryon des Téléostéens, c'est ce que j'appellerai le *développement massif*, par opposition au développement par invagination, qui s'observe chez presque tous les autres Vertébrés. Le développement massif, qui consiste dans la formation des organes par un épaississement local ou par l'apparition d'un bourgeon plein de l'un des feuillettes du blastoderme, est surtout remarquable pour le système nerveux. La formation de l'axe nerveux des Poissons osseux est précédée, comme chez les autres Vertébrés, de l'apparition d'un sillon, d'une dépression, à la surface de l'ectoderme. Mais le processus d'invagination est tout à fait transitoire et est bientôt remplacé par un épaississement du feuillet externe. Le développement massif du système nerveux a pour conséquence la formation secondaire de la cavité de l'axe nerveux ; il en est de même pour la vésicule optique, la vésicule auditive, la partie moyenne de l'intestin, les protovertèbres, la tige sous-notochordale, etc.

Le développement massif du système nerveux se retrouve chez les Cyclostomes et le Lépidostée ; il y est cependant moins marqué que chez les Téléostéens. Calberla (31) et Scott (172) ont montré, en effet, que dans l'embryon de la Lamproie, l'ectoderme se divise en deux couches, dont l'externe s'invagine dans le cordon neural et qu'une fente médiane au centre de l'involution représente la gouttière médullaire des autres Vertébrés. Chez le Lépidostée, la cavité du système nerveux

apparaît plus tôt que chez les Téléostéens ; mais, à part quelques légères différences, de peu d'importance, le développement du Lépidostée est celui qui ressemble le plus à celui des Poissons osseux ; malheureusement la formation des feuilletts blastodermiques est encore inconnue chez cet intéressant Ganoïde, qui, tant au point de vue anatomique qu'au point de vue embryogénique, constitue évidemment une forme de passage des Ganoïdes aux Téléostéens.

Dans une note relative à l'origine de l'amnios, Ryder (159) fait jouer, un rôle important à la pression exercée par l'enveloppe de l'œuf pour empêcher le développement de l'amnios chez les Vertébrés inférieurs (1).

Je ne discuterai pas cette théorie qui peut, en effet, être acceptée provisoirement pour éclairer l'histoire encore obscure de l'origine de l'amnios ; mais je ferai remarquer qu'on peut également invoquer cette pression exercée par la capsule de l'œuf pour expliquer le développement massif des Téléostéens. La capsule de l'œuf est inextensible ; j'ai indiqué à plusieurs reprises les altérations qui se produisent dans la forme du germe ou de l'embryon, lorsque ceux-ci se trouvent comprimés entre le vitellus et la capsule, sous l'influence des agents fixateurs. Cette pression interne, exagérée dans ce cas, existe cependant normalement ; c'est elle qui s'oppose à la production des invaginations qui ont lieu dans les œufs des autres Vertébrés, chez lesquels la membrane vitelline manque ou est très mince et extensible, et chez lesquels l'embryon est séparé de la coque rigide de l'œuf par une couche plus ou moins abondante d'albumine. Il est à noter, en effet, que chez le Lépidostée, l'enveloppe de l'œuf est également épaisse et résistante ; celle de l'œuf de Lamproie paraît, il est vrai, assez mince et rappelle celle des Batraciens anoures ; mais, de même que chez les Téléostéens, l'œuf n'augmente pas de volume et l'embryon est obligé de s'enrouler dans l'intérieur de l'œuf. Malgré sa

(1) His (84) a décrit de chaque côté du corps des jeunes embryons de *Plagiotomus* un repli à peine marqué qu'il considère comme un repli amniotique rudimentaire. Rien de semblable ne s'observe chez les Téléostéens ; la bordure embryonnaire des premiers stades indique simplement la région didermique ou tridermique du blastoderme, et par conséquent, la limite externe de la bordure est la limite même de l'embryon.

minceur, l'enveloppe de l'œuf des Cyclostomes serait plus résistante que celle des Amphibiens et s'opposerait au développement, à la formation du système nerveux par invagination creuse de l'ectoderme.

Que l'hypothèse que je viens de formuler soit fondée ou non, que la pression exercée par la coque de l'œuf sur l'embryon soit la cause du développement massif ou que celui-ci dépende d'une autre cause encore inconnue, je me range entièrement à l'opinion de Balfour (9), (p. 283), qui considère la formation du système nerveux central aux dépens d'un épaissement en carène de l'ectoderme comme un mode dérivé et secondaire, et le reploiement de la plaque médullaire en un canal, comme le processus primitif. L'existence du sillon superficiel chez les Téléostéens, précédant l'épaississement ectodermique, prouve que l'invagination est le type primitif de développement du système nerveux. On peut en dire autant des autres formations massives des Téléostéens.

En résumé, on voit que l'embryogénie des Poissons osseux offre un grand intérêt, parce qu'elle nous fait connaître un processus particulier de développement qui sépare nettement ces animaux des autres Poissons. Si les traits généraux de ce développement sont communs à toutes les sous-classes des Poissons, la constitution de l'œuf, la formation de la gastrula, la présence d'une ligne primitive rudimentaire, la constitution primordiale du système nerveux et de quelques autres organes indiquent que le groupe des Poissons osseux représente une branche divergente du phylum des Poissons. Les données embryogéniques corroborent celles que nous fournit l'anatomie comparée; elles montrent que, si sous certains rapports, les Téléostéens constituent un type dégradé des Poissons, on trouve cependant chez eux les premiers indices des caractères distinctifs des Vertébrés supérieurs.

Je ne veux pas insister davantage sur les conclusions phylogéniques qu'on peut tirer de l'étude du développement des Poissons osseux. Je me suis attaché dans ce travail à exposer aussi fidèlement que possible les résultats que m'a donnés une observation attentive et souvent répétée des premières phases de l'embryogénie de la Truite. J'ai cherché avant tout à établir des faits et je n'ai attribué aux théories qu'une importance secon-

daire, me rappelant les sages paroles de l'un de nos plus illustres embryogénistes, du professeur Kœlliker : « L'embryologie n'a rien de mieux à faire qu'à suivre provisoirement sa propre route et, laissant de côté les hypothèses phylogénétiques, à s'efforcer de découvrir les lois de la formation des organes, des appareils et des organismes entiers. Cette tâche accomplie, la comparaison du développement des individus et des diverses espèces permettra de s'élever à la connaissance des lois générales du développement des organismes et, peu à peu aussi, par le progrès de l'examen rationnel et philosophique de cette embryologie comparée, une science de la descendance, saine et prudente, verra se poser sa base et se continuer son édifice. Trop de précipitation et de témérité à se jeter dans cette direction rencontre de tous côtés l'écueil et peut créer du danger par les tentatives de diverses sortes qu'elles font naître. Certainement la science a plus d'intérêt à laisser d'abord les faits se constituer : si, dans le domaine de l'embryologie, ils sont le prix d'efforts plus pénibles, les fruits n'en sont aussi que plus doux à cueillir. » (97) (p. 410 et 411).

Vu et approuvé,

Paris, le 12 novembre 1888.

Le Doyen de la Faculté des sciences,

E. HÉBERT.

Vu et permis d'imprimer,

Le Vice-Recteur de l'Académie de Paris.

Le 12 Novembre 1888.

GRÉARD.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1. AGASSIZ, A. and WHITMAN, C.O. — *On the development of some pelagic Fish-eggs*. Preliminary notice. Proceed. of the American Acad. of Arts and Sciences XX, 1884.
2. ASSAKY, G. — *Origine des feuilletts blastodermiques chez les Vertébrés*. Paris, 1886.
3. AUBERT. — *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Fische*. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, VII, 1856.
4. BAER, C. ERNST VON. — *Entwicklungsgeschichte der Fische*. Leipzig, 1838.
5. — *Entwicklungsgeschichte der Thiere*. Th. I. Königsberg, 1828.
6. BALBIANI, G. — *Sur la constitution du germe dans l'œuf animal avant la fécondation, Comparaison de ce dernier avec l'ovule végétal*. Comptes rendus de l'Acad. des sciences, mars et avril, 1864.
7. — *Leçons sur la génération des Vertébrés*. Paris, 1879.
8. BALFOUR, F. M. — *A monograph on the development of Elasmobranch Fishes*. London, 1878.
9. — *Traité d'embryologie et d'organogénie comparée*. Paris, 1883-85.
10. BALFOUR, F. M., and PARKER, W. N. — *On the development of Lepidosteus*. Philosoph. Trans. Roy. Soc., London, CLXXIII, 1882.
11. BAMBEKE C. VAN. — *Recherches sur l'embryologie des Poissons osseux*. Mém. cour. et mém. étrangers de l'Acad. des Sc. de Belgique, XL, 1876.
12. — *Recherches sur l'embryologie des Batraciens*. Bull. de l'Acad. roy. de Belgique, LXI.
13. BAUMGÄRTNER, M. — *Beobachtungen über die Nerven und das Blut*. Freiburg, 1830.
14. BEARD, JOHN. — *On the segmental sense organs of the lateral line; and on the morphology of the Vertebrate auditory organ*. Zool. Anzeiger, VII, 1884.
15. — *The origin of the segmental duct in Elasmobranchs*. Anatomischer Anzeiger, II, n° 21, 1887.
16. BEDOT. — *Recherches sur le développement des nerfs spinaux chez les Tritons*. Recueil zoologique suisse, 1884.
17. BELLONCI, JOS. — *La caryocinèse dans la segmentation de l'œuf de l'Axolotl*. Archives italiennes de Biologie, VI, 1884.
18. BENEDEN, ED. VAN. — *La maturation de l'œuf, la fécondation et les premières phases du développement embryonnaire des Mammifères*. Bull. de l'Acad. de Belgique, 2^e série, XV, 1875.
19. — *Contribution à l'histoire du développement embryonnaire des Téléostéens*. Bull. de l'Acad. roy. des Sciences, des Lettres et des Beaux-Arts de Belgique, 2^e série, XLIV, 1877.
20. — *Recherches sur la maturation de l'œuf et la fécondation (Ascaris megalocephala)*. Archives de Biologie, IV, 1883.
21. BÉRANECK, E. — *Recherches sur le développement des nerfs crâniens chez les Lézards*. Recueil zool. suisse, I, 1884.

22. — *Étude sur les replis médullaires du Poulet*. Recueil zool. suisse, IV, 1887.
23. BISCHOFF, L. W. — *Entwicklungsgeschichte des Hunde-Eies*. Braunschweig, 1845.
24. BOBRETSKY, N. — *Studien über die embryonale Entwicklung der Gastropoden*. Arch. f. mikr. Anatomie, XIII, 1876.
25. BROOK, G. — *Preliminary account of the development of the Lesser weever fish (Trachinus vipera)*. Linnean Soc. Journal; Zoology XVIII, 1884.
27. — *On some points of the development of Motella mustela*. Linnean Soc. Journal; Zoology, XVIII, 1885.
26. — *On the origin of the Hypoblast in Pelagic Teleostean Ova*. Quart. Journal of microscop. Science; new Series, XCVII, 1885.
28. BRUCH. — *Ueber die Befruchtung des Thiereies*. Mainz, 1855.
29. BÜTSCHLI, O. — *Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zelltheilung u. Conjugation der Infusorien*. Abandl. d. Senkenberg. Naturf. Gesellsch., X, Frankfurt, 1876.
30. CALBERLA, E. — *Befruchtungsvorgang beim Ei von Petromyzon Planeri*. Zeitschrift. f. wiss. Zool. XXX, 1877.
31. — *Zur Entwicklung des Medullarrohres und der Chorda dorsalis der Teleostier und der Petromyzonten*. Morphol. Jahrbuch. III, 1877.
32. CHABRY, L. — *Embryologie normale et tératologique des Ascidies*. Journal d'Anat. et de Physiol., 1887.
33. COSTE. — *Origine de la cicatrice ou du germe chez les Poissons osseux*. Comptes rendus de l'Acad. des Sciences, XXX, 1850.
- 33 bis. — *Histoire générale et particulière du développement des corps organisés*. Paris, 1847-59.
34. CUNNINGHAM, J. T. — *The Significance of Kupffer's vesicle, with Remarks on other Questions of Vertebrate Morphology*. Quart. Journ. of mic. Science; new Series XCVII, 1885.
35. — *On the Relations of the Yolk to the Gastrula in Teleosteans and in other Vertebrate Types*. Quart. Journ. of mic. Science; new Series CI, 1885.
36. DOBRYNIN, P. V. — *Ueber die erste Anlage der Allantois*. Sitzungsber. d. k. Akad. Wien, LXIV, 1871.
37. DOHRN, A. — *Der Ursprung der Wirbelthiere und das Princip des Functionswechsels*. Leipzig, 1875.
38. DOYÈRE. — *Note sur l'œuf du Loligo media et sur celui du Syngnathe*. Journal de l'Institut, 1850, et Société philomathique, 1849.
39. DURSÏ, E. — *Der Primitivstreif des Hühnchens*. Lehr, 1867.
40. — *Entwicklungsgeschichte des Kopfes*. Tübingen, 1869.
41. DUVAL, MATHIAS. — *Étude sur l'origine de l'allantoïde chez le Poulet*. Revue des Sc. naturelles, VI, 1877.
42. — *Études sur la ligne primitive de l'embryon du Poulet*. Ann. des Sc. naturelles, 6^e série, VII, 1880.
43. — *Segmentation, globules polaires*. Comptes rendus de la Société de Biologie, 7^e série, IV, 1883.
44. — *De la formation du blastoderme dans l'œuf d'Oiseau*. Ann. des Sc. naturelles, 1884.
45. EISIG, H. — *Die Segmentalorgane der Capitelliden*. Mittheil. a. d. zool. Station zu Neapel, I, 1879.
46. FILIPPI, DE. — *Memoria sullo sviluppo del Ghiozzo d'acqua dolce (Gobius fluviatilis)*. Annali univ. di Medic. compilati dal dott. Omodei, 1841.
47. FLEMMING, W. — *Zellsubstanz, Kern- und Zelltheilung*. Leipzig, 1882.
48. — *Ueber die Bildung von Richtungsfiguren in Säugethiereiern beim Untergang Graafscher Follikel*. Arch. f. Anat. und Entw. 1885.
49. — *Die ectoblastische Anlage der Urogenitalsystems beim Kaninchen*. Arch. f. Anat. u. Entw., 1886.

50. FOL. H. — *Recherches sur la fécondation et le commencement de l'hénogenie.* Mém. de la Soc. de phys. et d'hist. nat. de Genève, 1879.
51. — *Recherches sur le développement des protovertébrés chez l'embryon de Poulet.* — Archives des Sciences phys. et nat. XI. Genève, 1884.
52. FUSARI, R. — *La segmentazione nelle uova dei Teleostei.* Bolletino del XII. Congresso medico. Pavia, 1887.
- 52 (bis). GASSER. — *Ueber Entwicklung der Allantois, der Müller'schen Gänge und des Afters.* Francfort, 1874.
53. GEGENBAUR, C. — *Ueber den Bau und die Entw. der Wirbelthiere mit Dotter.* Müller's Archiv., 1861.
54. GENSCH. HUGO. — *Das sekundäre Entoderm und die Blutbildung beim Ei der Knochenfische.* Inaugural-Dissertation. Königsberg, 1882.
55. GERBE, Z. — *Du lieu où se forme la cicatrice chez les Poissons osseux.* Journal de l'Anat. et de la Physiol., XI. 1875.
56. GERLACH, L. — *Ueber die endodermale Entwicklung der Chorda dorsalis.* Biologisches Centralblatt. II, 1881.
57. GORONOWITSCH, N. — *Studien über die Entwicklung des Medullarstranges bei Knochenfischen nebst Beobachtungen über die erste Anlage der Keimblätter und die Chorda bei Salmoniden.* Morph. Jahrbuch, X, 1885.
58. GOETTE, G. — *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. Der Keim des Forellen-Eies.* Arch. f. mikr. Anat. IX, 1873.
59. — *Entwicklungsgeschichte der Unke.* Leipzig, 1874.
60. — *Ueber die Entwicklung des Central-Nervensystems der Teleostier.* Archiv. f. mikr. Anat. XV, 1878.
61. GROBEN, C. — *Die Entwicklungsgeschichte der Moina rectirostris.* Zugleich ein Beitrag zur Kenntniss der Anatomie der Phyllopoden. Arbeiten aus d. zool. Institut d. Univ. Wien. II, 1879.
62. GUIGNARD, L. — *Recherches anatomiques et physiologiques sur l'embryon des Légumineuses.* Ann. des Sc. Nat. Bot. 6^e série, XII, 1882.
63. HECKEL, E. — *Die Gastrula und die Eifurchung der Thiere.* Jenaische Zeitschrift, IX, 1875.
64. HALLEZ. — *Recherches sur l'embryologie des Nématodes.* Paris, 1885.
65. HATSCHKE, B. — *Studien über Entwicklung des Amphioxus.* Arbeiten aus d. Zool. Institut der Univ. Wien. IV, 1881.
66. HEAPE, W. — *The development of the Mole (Talpa Europea). The formation of the germinal layers, and early development of medullary groove and Notocorde.* Quart. Journ. of mic. Science; new Series XCI, 1883.
67. HENNEGUY, L.-F. — *Recherches sur la vitalité des spermatozoïdes de la Truite.* Comptes rendus de l'Acad. des Sc. 1877.
68. — *Procédé technique pour l'étude des embryons de Poissons.* Bull. de la Soc. philomathique, 1878.
69. — *Note sur quelques faits relatifs aux premiers phénomènes du développement des Poissons osseux.* Bull. de la Soc. philomathique, 1880.
70. — *Formation du germe dans l'œuf des Poissons osseux.* Bull. de la Soc. de Biologie, 1880.
71. — *Division des cellules embryonnaires chez les Vertèbres.* Comptes rendus de l'Acad. des Sc., 1882.
72. — *Formation des cellules embryonnaires dans le parablaste des Poissons osseux.* Bull. de la Soc. de Biologie, 1882.
73. — *Sur la division cellulaire ou cytodière.* Assoc. fr. pour l'avancement des sc. Congrès de La Rochelle, 1882.
74. — *Sur la formation des feuillets embryonnaires chez la Truite.* Comptes rendus de l'Acad. des Sc., 1882.
75. — *Sur la ligne primitive des Poissons osseux.* Zoologischer Anzeiger, 1885.
76. — *Sur le mode d'accroissement de l'embryon des Poissons osseux.* Comptes rendus de l'Académie des Sc., 1887.

17. HENSEN. — Beobachtungen über die Befruchtung u. Entwicklung des Meer-schweinchens u. Kaninchens. Zeitsch. f. Anat. u. Entw., 1875.
78. HERTWIG, O. — Beiträge z. Kenntniss d. Bildung, Befruchtung. u. Theilung d. Thier-Eies. Morphologisches Jahrbuch, I, II, III, 1875–76–77.
79. — Die Entwicklung des mittleren Keimblattes der Wirbelthiere. Jenaische Zeitschrift f. Naturw. XV et XVI, 1881–82.
80. HERTWIG, O. und HERTWIG, R. — Die Celomtheorie. Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes. Jena, 1881.
81. HIS, W. — Untersuchungen über die erste Anlage der Wirbelthierleibes. Leipzig, 1868.
82. — Untersuchungen über das Ei und die Entwicklung bei Knochenfischen. Leipzig, 1873.
83. — Untersuchungen über die Entwicklung von Knochenfischen. Zeitsch. f. Anat. und Entwicklung, I, 1876.
84. — Ueber die Bildung von Haifischembryonen. Zeitschr. f. Anat. u. Entw., 1877.
85. — Untersuchungen über die Bildung des Knochenfischembryo. Arch. f. Anat. und Entwickl., 1878.
86. — Ueber die Anfänge des peripherischen Nervensystems. Arch. f. Anat. u. Entwickl. 1879.
87. HOFFMANN, C. K. — Zur Ontogenie der Knochenfische. Zool. Anzeiger, 1878.
88. — Ueber die Entwicklungsgeschichte der Chorda dorsalis. Henle's Festgabe. Bonn, 1882.
89. — Zur Ontogenie der Knochenfische. Verhandelingen d. K. Akad. der Wetenschappen. Amsterdam, 1881–1883.
90. — Zur Ontogenie der Knochenfische. Arch. f. mikrosk. Anat. XXIII, 1883.
91. JANOSIK, J. — Partielle Furchung bei den Knochenfischen. Arch. f. mikr. Anat. XXIV, 1884.
92. JOHNSON, ALICE. — On the fate of the blastopore and the presence of a primitif streak in the Newt. Quarterly Journ. of micr. Science, 1884.
93. KINGSLEY and CONN. — Some Observations on the Embryologie of the Teleosts. Mem. Boston Society, III, 1883.
94. KLEIN, E. — Observations on the Early Development of the common Trout (*Salmo fario*). Quart. Journal of microscop. Science; new Series XVI, 1876.
95. KOLESSNIKOW. — Ueber die Entwicklung bei Batrachiern und Knochen-fischen. Arch. f. mik. Anat. XIV, 1878.
96. KOELLIKER, A. — Untersuchungen zur vergleich. Gewebelehre angestellt zu Nizza in Herbst 1856. Verhandl. d. phys. med. Gesellschaft zu Würzburg. 1858.
97. — Embryologie ou traité complet du développement de l'Homme et des ani-maux supérieurs. Trad. par A. Schneider. Paris, 1882.
98. KOLLMANN, J. — Der Randwulst und der Ursprung der Stützsubstanz. Arch. f. Anat. u. Entw. 1884.
99. — Gemeinsame Entwicklungsbahne der Wirbelthiere. Arch. f. Anat. u. Entw. 1885.
100. — Die Geschichte des Primitivstreifens bei den Meroblastiern. Verhandl. d. Naturf. Gesellsch. in Basel, 1886.
101. KOWALEVSKY, A. — Entwicklungsgeschichte des *Amphioxus lanceolatus*. Mém. de l'Acad. r. des Sciences de Saint-Petersbourg, 7^e série. XI. 1867.
102. KOWALEWSKI, MIECZ VON. — Die Gastrulation und die sogen. Allantois bei den Teleostiern. Sitzungsber. d. physik-med. Societät zu Erlangen, 1886.
103. — Über die ersten Entwicklungsprocesse der Knochenfische. Zeitsch. f. wiss. Zoologie XLIII, 1886.
104. KUPFER, C. — Beobachtungen über die Entwicklung der Knochenfische. Archiv. f. mikrosk. Anatomie IV, 1868.

- 104 (bis). — *Die Entstehung der Allantois und der Gastrula der Wirbelthiere.* Zoologischer Anzeiger II, 1879.
105. — *Das Ei von Arvicola arvalis.* Sitzungsber. d. bayr. Akad. d. Wissenschaft, 1882.
106. — *Die Gastrulation an den meroblastischen Eiern der Wirbelthiere und die Bedeutung des Primitivstreifs.* Arch. f. Anat. u. Entwicklungsge-schichte, 1882–1884.
107. — *Primäre Metamerie des Neuralrohrs der Vertebraten.* Sitzungs-b. d. k. b. Akad. d. Wiss. zu München, 1885.
108. — *Die Befruchtung des Forelleneies.* Bayerische Fischerei-Zeitung, 1886.
109. KUPFFER und BENECKE. — *Der Vorgang der Befruchtung am Ei der Neun-
augen.* Königsberg, 1878.
110. LANG, E. — *Kernfurchungen.* Virchow's Archiv. LIV, 1871.
111. LEREBoullet, M. — *Recherches sur le développement du Brochet, de la
Perche et de l'Ecrevisse.* Annales des Sciences nat. 4^e série I, 1854.
112. — *Recherches d'embryologie comparée sur le développement de la Truite,
du Lézard et du Limnée.* Annales des Sciences nat. 4^e série XVI, 1861.
113. — *Recherches sur les monstruosités du Brochet.* Ann. des Sc. nat. XX, 1863.
114. LEUCKART. — *Article Zeugung in Wagner's Handwörterbuch der Phy-
siologie.* IV, 1853.
115. LIEBERKUEHN, N. — *Ueber die Keimblätter der Säugethiere.* Zur 50jährigen
Doctor-Jubelfeier des Herrn Hermann Nasse. Marburg, 1879.
116. LIST, Jos. H. — *Zur Herkunft des Periblastes bei Knochenfischen (Labri-
den).* Biolog. Centralblatt, VII, n. 9, 1887.
117. — *Zur Entwicklungsgeschichte der Knochenfische (Labriden).* Zeitsch. f.
wiss. Zoologie. XLV, 1887.
118. MIESCHER. — Cité dans le mémoire de His (83).
119. MILNES MARSHALL. — *On the early stages of development of the nerves in
Birds.* Journ. of Anat. a. Physiol., XI, 1877.
120. MUELLER, J. — *Ueber zahlreiche Porencanäle in der Eikapsel der Fische.*
Müller's Archiv., 1854.
121. NUEL, P. J. — *Recherches sur le développement du Petromyzon Planeri.*
Archives de Biologie. II, 1881.
122. OELLACHER, J. — *Beiträge zur Geschichte des Keimbläschens im Wirbelthierei.*
Arch. f. mikr. Anat., VIII, 1872.
123. — *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Knochenfische nach Beobach-
tungen am Bachforellenei.* Zeitsch. f. wiss. Zool., XXII, 1872, et
XXIII, 1873.
124. OWSJANNIKOW, Ph. — *Ueber die ersten Vorgänge der Entwicklung in den
Eiern des Coregonus lavaretus.* Bulletin de l'Acad. Imp. de Saint-
Petersbourg. XIX, 1874.
125. — *Studien über das Ei hauptsächlich bei Knochenfischen.* Mém. de l'Acad.
de Saint-Petersbourg. XXXIII, 1885.
126. PFLUEGER. — *Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf die Theilung der Zel-
len.* Arch. f. d. ges. Physiol. XXXI, 1883.
127. PRÉVOST, J.-L., et DUMAS, J.-B. — *Développement de l'œuf des Batraciens.*
Ann. des Sc. nat. II, 1824.
128. PRINCE, EDW.-E. — *The significance of the Yolk in the Eggs of Osseous
Fishes.* Annals and Magazine of nat. History, XX, 1887.
129. RABL, C. — *Ueber die Bildung des Herzens der Amphibien.* Morpholog.
Jahrbuch. XII, 1886.
130. — Cité par HERTWIG dans *Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte.*
131. RABL-RUECKHARD. — *Zur Deutung und Entwicklung des Gehirns der
Knochenfische.* Archiv f. Anat. und Entwick. 1882.
132. RADWANER, J. — *Ueber die erste Anlage der Chorda dorsalis,* Sitzungs-b.
Wien. Akad. LXXIII, 1876.

133. RAFAELE. — *Uova e larve di Teleostei*. Bolletino della Società dei Naturalisti in Napoli. I, 1887.
134. RAMSON, W. H. — *Observations on the Ovary of Osseous Fishes*. Philosophical Transactions. 1868.
135. RATHKE, H. — *Bildungs- und Entwicklungsgeschichte des Blennius viviparus oder Schleimfisches*. Abhandl. z. Entw. II, 1833.
136. RAUBER. — *Die erste Entwicklung des Kaninchens*. Sitzungsab. d. Naturf. Gesellschaft zu Leipzig. 1875.
137. — *Primitivstreifen und Neurula der Wirbelthiere*. Leipzig, 1877.
138. — *Die Lage der Keimpforte*. Zoologischer Anzeiger, 1879.
139. — *Formbildung und Formstörung in der Entwicklung von Wirbelthieren*. Morphol. Jahrbuch. V, 1879.
140. — *Noch ein Blastoporus*. Zoologischer Anzeiger, 1883.
141. — *Furchung und Achsenbildung bei den Wirbelthieren*. Zoologischer Anzeiger. 1883.
142. — *Neue Grundlegungen zur Kenntniss der Zelle*. Morphol. Jahrbuch. VIII, 1883.
- 214 bis. REICHERT. — *Das Entwicklungsleben im Wirbelthierreiche*. Berlin, 1840.
143. — *Ueber die Müller-Wolff'schen Körper bei Fischembryonen und über die sogenannten Rotationen des Dotters im befruchteten Hechteie*. Müller's Archiv, 1856.
144. — *Ueber die Mikropyle der Fischeier und über einen bisher unbekannten, eigenthümlichen Bau des Nahrungsdotters reifer und befruchteter Fischeier*. Müller's Archiv. 1856.
145. — *Der Nahrungsdotter des Hechteies: eine kontraktile Substanz*. Müller's Archiv. 1857.
146. REMAK. — *Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelthiere*. Berlin 1850-1855.
147. RIENECK. — *Ueber die Schichtung des Forellenkeims*. Arch. f. mikr. Anat. V. 1869.
148. ROMITI, G. — *Studi di embriogenia. I. Contribuzione allo studio dei foglietti embrionali*. Rivista clinica di Bologna. 1873.
149. ROSENBERG, A. — *Untersuch. ü. die Teleostier-Niere*. Diss. Dorpat, 1867.
150. RUECKERT, J. — *Zur Keimblattbildung bei Selachiern*. München, 1885.
151. — *Ueber die Anlage des mittleren Keimblattes und die erste Blutbildung bei Torpedo*. Anatom. Anzeiger, II, num. 4 et 6, 1887.
- 151 bis. ROUX, W. — *Ueber d. Zeit d. Bestimmung d. Hauptrichtungen d. Froschembryo*. Leipzig. 1883.
152. RUSCONI, M. — *Erwiderung auf einige kritische Bemerkungen des Herrn von Baer über Rusconi's Entwicklungsgeschichte des Froscheies*. Müller's Archiv, 1836.
153. — *Ueber die Metamorphosen des Eies der Fische vor der Bildung des Embryo*. Müller's Archiv, 1836.
154. RYDER, JOHN-A. — *Development of the Silver Gar (Belone longirostris) with observations on the genesis of the blood in embryo Fishes, and a comparison of Fish ova with those of other Vertebrate*. Publ. of the United States Fish Commission, I, 1881.
155. — *On the position of the Yolk-blastopore as determined by the Size of the vitellus*. American Naturalist, 1885.
156. — *On the formation of the embryonic axis of the Teleostean-embryo by the concrescence of the rim of the blastoderm*. American Naturalist, 1885.
157. — *On the availability of embryological characters in the classification of the Cordata*. American Naturalist, 1885.
158. — *The Archistome-theory*. American Naturalist, 1885.
159. — *The origin of the Amnion*. American Naturalist, 1886.
160. — *On the earlier stages of cleavage of the blastodisk of Raia erinacea*. Bull. of the United States Fish Commission, 1886.

161. SABATIER, A. — *Sur les cellules du follicule et les cellules granuleuses chez les Tuniciers*. Recueil zoologique suisse, 1, 1884.
162. — *Contribution à l'étude des globules polaires et des éléments éliminés de l'œuf en général (Théorie de la sexualité)*. Montpellier, 1884.
163. SALENSKY. — *Recherches sur le développement du Sterlet (Accipenser ruthenus)*. Archives de Biologie, II, 1881.
164. SARASIN. — *Reifung und Furchung des Reptilieneies*. Arbeiten aus d. zoot. zool. Inst. in Würzburg, VI, 1883.
165. SCHAPPRINGER, A. — *Ueber die Bildung des Medullarrohres bei den Knochenfischen*. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wissensch. in Wien. II. Abth. 1871.
166. SCHENK, S. L. — *Zur Entwicklungsgeschichte des Auges der Fische*. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wissensch. in Wien. 1867.
167. — *Die Eier von Raja quadrimaculata innerhalb der Eileiter*. Sitzungsber. d. Kais. Akad. d. Wissensch. in Wien. 1873.
168. SCHULTZ, A. — *Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Knorpelfische*. Arch. f. mik. Anatomie, XIII, 1877.
169. SCHULTZE, MAX. — *Das System der Circulation*. Stuttgart, 1836.
170. — *De ovarum ranarum segmentatione*. Bonn., 1863.
171. SCHULTZE, O. — *Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung des Amphibieneies*. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, XLV, 1886.
172. SCOTT, W. B. — *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Petromyzonten*. Morphol. Jahrbuch, VII, 1882.
173. SEDGWICK-MINOT. — *Sketch of comparative Embryology*. American Naturalist. 1880.
174. SEESSEL. — *Zur Entwicklungsgeschichte des Vorderdarms*. Arch. f. Anat. u. Entwickl. 1877.
175. SELENKA, E. — *Keimblätter und Primitivorgane der Maus*, Wiesbaden, 1883.
176. — *Die Blätterumkehrung im Ei der Nagethiere*, Wiesbaden, 1884.
177. SEMPER, C. — *Das Urogenitalsystem der Selachier*. Arbeiten aus d. zoot. zool. Institut Würzburg, II, 1876.
178. SHIPLEY. — *On some points in the development of Petromyzon fluviatilis*. Quart. Journ. of mic. Science, 1887.
179. SOLGER, B. — *Dottertropfen in der intracapsularen Flüssigkeit von Fisch-eiern*. Arch. f. mikr. Anat. XXVI, 1885.
180. STOCKMAN, R. — *Die äussere Eikapsel der Forelle*. Mittheil. embryol. Institut. Wien. II, 1883.
181. STRAHL, H. — *Ueber die Entwicklung des Canalis myeloentericus und der Allantois der Eidechse*. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1881.
182. — *Beiträge zur Entwicklung von Lacerta agilis*. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1882.
183. — *Beiträge zur Entwicklung der Reptilien*. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1883.
184. — *Ueber Canalis neurentericus u. Allantois bei Lacerta viridis*. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abth. 1883.
185. STRASBURGER, E. — *Zellbildung und Zelltheilung*, Iena, 1880.
186. STRICKER, S. — *Untersuchungen über die Entwicklung der Bachforelle*. Sitzungsber. der Wiener K. Akad. d. Wiss. LI, 1865.
187. TRINCHESE. — *I primi momenti dell' evoluzione nei Molluschi*. Atti d. R. Acad. dei Lincei, 1875.
188. THOMSON, ALLEN. — *Article Ovum*, in Todt's Cyclopaedia of Anat. and Physiol. V.
189. USSOW, M. — *De la structure des lobes accessoires de la moelle épinière de quelques Poissons osseux*. Archives de Biologie. III, 1892.
190. VALENCIENNES et FRÉMY. — *Recherches sur la composition des œufs dans la série des animaux*. Comptes rendus de l'Acad. des sciences, XXXVIII.
191. VOGT, C. — *Embryologie des Salmones*. Neuchâtel, 1842.

192. WALDEYER. — *Eierstock und Ei*. Leipzig, 1870.
193. — *Archiblast und Parablast*. Arch. f. mikrosk. Anatomie, 1883.
194. WALDNER, M. — *Ueber das Verhalten der Zellkerne in den Furchungskugeln am Ei der Wirbelthiere*. Berichte des Naturwiss. med. Ver. in Innsbruck, XI, Jahrg, 1881.
195. WEIL, G. — *Beiträge zur Kenntniss der Knochenfische*. Sitzungsab. d. Wiener k. Akad. der Wiss. LXVI, 1872.
196. WENCKEBACH, K. F. — *The development of the blood corpuscles in the embryo of Perca fluviatilis*. Journal of Anat. a. Physiol. XIX, 1885.
197. — *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Knochenfische*. Arch. f. mik. Anat. XXVIII, 1886.
198. WHITMAN, C. O. — *A rare form of the Blastoderm of the Chick, and its Bearing on the Question of the Formation of Vertebrate Embryo*. Quart. Journ. of mic. Science : new Series XCI, 1883.
199. WIJHE, J. W. VAN. — *Die Betheilung des Ektoderms an der Entwicklung des Vornierenganges*. Zoologischer Anzeiger. N. 236, 1886.
200. ZIEGLER, E. — *Die embryonale Entwicklung von Salmo Salar*. Diss. Freiburg, B., 1882.
201. — *Die Entstehung des Blutes bei Knochenfischembryonen*. Arch. f. mik. Anat. XXX, 1887.
202. — *Ueber die Gastrulation der Teleostier*. Tageblatt der 60. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte zu Wiesbaden, n° 8. 1887.

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I.

- FIG. 1. — Œuf ovarien de Truite, quelque temps avant la déhiscence du follicule : *vg*, vésicule germinative ; *m*, micropyle. L'œuf est vu par transparence après avoir été traité par l'acide acétique. G $\frac{8}{1}$.
- FIG. 2. — Œuf de Truite, pris dans la cavité abdominale ou immédiatement après la ponte : *g*, germe ; *h*, globules huileux. G $\frac{8}{1}$.
- FIG. 3. — Fragment d'une coupe d'un œuf ovarien de Truite, dans la région du germe : *ch*, chorion ; *vg*, vésicule germinative ; *a*, globules plastiques finement granuleux ; *b*, globules vitellins renfermant *h*, des gouttelettes huileuses. G $\frac{60}{1}$.
- FIG. 4. — Fragment d'une coupe d'un œuf de Truite au moment de la ponte : *ch*, chorion ; *cc*, couche corticale ; *h*, globules huileux. G $\frac{60}{1}$.
- FIG. 5. — Globules vitellins d'un œuf ovarien de Gymnote, à différents états de développement.
- FIG. 6 et 6'. — Œufs d'Epinoche, une demi heure après la fécondation, montrant les déformations du vitellus produites par la contraction de la couche corticale pendant la concentration du germe.
- FIG. 7 à 24. — Vues superficielles d'œufs de Truite depuis la fécondation jusqu'à la fermeture du blastoderme. Les œufs, durcis par l'acide chromique, ont été dépouillés du chorion et dessinés à la chambre claire. *g*, germe ; *b*, blastoderme ; *e*, embryon ; *v*, vitellus ; *v'*, blastopore vitellin. G $\frac{4}{1}$.
- FIG. 7. — Au moment de la fécondation.
- FIG. 8. — Quatre heures après la fécondation.
- FIG. 9. — Fin de la concentration du germe.

- FIG. 10. — Segmentation du germe en quatre.
 FIG. 11. — Segmentation avancée.
 FIG. 12. — Fin de la segmentation.
 FIG. 13. — Stade A.
 FIG. 14. — Stade B.
 FIG. 15. — Stade C.
 FIG. 16. — Stade D.
 FIG. 17. — Stade D'.
 FIG. 18. — Stade E.
 FIG. 19. — Stade F.
 FIG. 20. — Stade G.
 FIG. 21. — Stade G'.
 FIG. 22. — Stade H.
 FIG. 23. — Stade H'.
 FIG. 24. — Embryon, lorsque le vitellus est entièrement recouvert par le blastoderme.
 FIG. 25 à 46. — Différents stades de la segmentation du germe de l'œuf de Truite. Toutes ces figures ont été dessinées à la chambre claire sur des œufs fixés par l'acide chromique additionné d'acide acétique. Le vitellus sous-jacent au germe n'a pas été représenté. $G \frac{20}{1}$.
 FIG. 25, 26 et 27. — Apparition du premier sillon de segmentation.
 FIG. 28. — Stade II, irrégulier.
 FIG. 29. — Stade II, régulier.
 FIG. 30 et 31. — Commencement du stade IV.
 FIG. 32. Stade IV, irrégulier.
 FIG. 33. Stade IV, régulier.
 FIG. 34. Stade IV, raniforme.
 FIG. 35 et 36. — Stades VIII, irréguliers.
 FIG. 37. — Stade VIII, régulier.
 FIG. 38 et 39. — Stades VIII, tout-à-fait irréguliers.
 FIG. 40. — Segmentation irrégulière.
 FIG. 41. — Stade XVI, régulier.
 FIG. 42 et 43. — Stades XVI, irréguliers.
 FIG. 44 et 45. — Stades avancés de la segmentation.
 FIG. 46. — Fin de la segmentation.
 FIG. 47. — Stade A; *a*, épaissement du bourrelet blastodermique correspondant au futur embryon; *bb*, bourrelet blastodermique. $G \frac{20}{1}$.
 FIG. 48. — Stade B. Portion du blastoderme comprenant l'écusson embryonnaire. *bc*, bourgeon caudal; *bb*, bourrelet blastodermique. $G \frac{20}{1}$.

PLANCHE II.

SIGNIFICATION DES LETTRES.

<i>a</i> . Vésicule auditive.	<i>ca</i> . Cordon axial.
<i>bb</i> . Bourrelet blastodermique.	<i>cd</i> . Corde dorsale.
<i>bc</i> . Bourgeon caudal.	<i>cg</i> . Cavité germinative.
<i>be</i> . Bordure embryonnaire.	<i>e</i> . Ectoderme.
<i>c</i> . Cerveau.	<i>ep</i> . Ectoderme primaire.

<i>es.</i> Ectoderme secondaire.	<i>o.</i> Vésicule optique.
<i>k.</i> Vésicule de Kupffer.	<i>p.</i> Parablaste.
<i>m.</i> Sillon médullaire.	<i>pt.</i> Protovertèbres.
<i>mn.</i> Segments métamériques du cer- veau postérieur.	<i>va.</i> Vésicule cérébrale antérieure.
<i>ms.</i> Mésoderme.	<i>vm.</i> » » moyenne.
	<i>vp.</i> » » postérieure.

FIG. 49. — Stade C. Portion du blastoderme comprenant l'écusson embryonnaire. $G \frac{20}{1}$.

FIG. 50. — Stade C, dans lequel le sillon médullaire est largement ouvert en avant. $G \frac{20}{1}$.

FIG. 51. — Stade D. $G \frac{20}{1}$.

FIG. 52. — Stade D'. $G \frac{20}{1}$.

FIG. 53. — Stade E. $G \frac{20}{1}$.

FIG. 54. — Embryon du stade E, détaché du vitellus, coloré au carmin, monté dans le baume, et vu par transparence. *c*, carène nerveuse. $G \frac{20}{1}$.

FIG. 55. — Stade F. $G \frac{20}{1}$.

FIG. 56. — Embryon du stade F, détaché du vitellus, coloré au carmin, monté dans le baume, et vu par transparence. $G \frac{20}{1}$.

FIG. 57. — Stade F'. $G \frac{20}{1}$.

FIG. 58. — Stade G. $G \frac{20}{1}$.

FIG. 59. — Stade H. *bv*, blastopore ou trou vitellin.

Dans les figures de 65 à 87, les cellules n'ont pas été représentées sur les coupes. Le mésoderme a une teinte plus foncée que celle des deux autres feuillets. $G \frac{25}{1}$.

FIG. 65 à 74. — Coupes transversales du stade C; les coupes sont indiquées dans l'ordre numérique d'arrière en avant.

FIG. 75. — Coupe longitudinale médiane du stade C.

FIG. 76 à 80. — Coupes transversales du stade D; les coupes sont indiquées dans l'ordre numérique d'arrière en avant.

FIG. 81. — Coupe longitudinale médiane du stade D.

FIG. 82. — Coupe longitudinale latérale du stade D.

FIG. 83. — Coupe longitudinale médiane du stade F.

FIG. 84. — Coupe longitudinale latérale du stade F.

FIG. 85. — Coupe longitudinale du stade F, encore plus éloignée du plan médian.

FIG. 86. — Coupe longitudinale médiane du stade H.

FIG. 87. — Coupe longitudinale latérale du stade H.

FIG. 88. — Coupe optique du bourrelet blastodermique d'un embryon de Perche, observé à l'état vivant. *p*, parablaste.

PLANCHE III.

SIGNIFICATION DES LETTRES

pour les Fig. 60 à 64.

<i>ce.</i> Couche enveloppante.	<i>np.</i> Noyaux du parablaste.
<i>h.</i> Globules huileux.	<i>p.</i> Parablaste.
<i>nc.</i> Noyaux des sphères de segmen- tation.	<i>s.</i> Sillons de segmentation.
	<i>v.</i> Vitellus.

- FIG. 60. — Coupe transversale d'un germe de Truite au stade II de la segmentation. Acide osmique. $G \frac{100}{1}$.
- FIG. 61. — Coupe d'un germe au stade XVI. Acide osmique. $G \frac{100}{1}$.
- FIG. 62. — Coupe d'un germe dont la segmentation est assez avancée. Liquide de Kleinenberg. $G \frac{100}{1}$.
- FIG. 63. — Coupe d'un germe plus avancé. La couche enveloppante est déjà distincte à la surface du germe. *a*, cellule se détachant du parablaste. Liquide de Kleinenberg. $G \frac{100}{1}$.
- FIG. 64. — Fragment d'un germe détaché du vitellus avec le parablaste, et vu par transparence. Les cellules du germe ont été en partie enlevées pour montrer le fond de la capsule parablastique. $G \frac{100}{1}$.

SIGNIFICATION DES LETTRES

pour les figures 89 à 116.

<i>an.</i> Axe nerveux.	<i>i.</i> Intestin.
<i>bb.</i> Bourrelet blastodermique.	<i>k.</i> Vésicule de Kupffer.
<i>bc.</i> Bourgeon caudal.	<i>lt.</i> Ligne latérale.
<i>c.</i> Cerveau.	<i>m.</i> Moelle épinière.
<i>ca.</i> Cordon axial.	<i>mi.</i> Masse intermédiaire.
<i>cd.</i> Corde dorsale.	<i>ms.</i> Mésoderme.
<i>ce.</i> Couche enveloppante.	<i>n.</i> Nerf.
<i>cl.</i> Cœlome.	<i>na.</i> Nerf auditif.
<i>co.</i> Cœur.	<i>p.</i> Parablaste.
<i>cr.</i> Cristallin.	<i>ri.</i> Pli endodermique.
<i>e.</i> Ectoderme.	<i>sp.</i> Splanchnopleure.
<i>e'.</i> Epiderme.	<i>st.</i> Somatopleure.
<i>ep.</i> Endoderme primaire.	<i>t.</i> Tige subnotochordale.
<i>es.</i> Endoderme secondaire.	<i>va.</i> Vésicule auditive.
<i>g.</i> Globules sanguins.	<i>vo.</i> Vésicule optique.
<i>gp.</i> Globules parablastiques.	<i>w.</i> Canal de Wolff.

- FIG. 89. — Coupe longitudinale d'un germe de Truite au moment de la réflexion de l'ectoderme pour former l'endoderme primaire. (*ca* indique par erreur la couche enveloppante). $G \frac{100}{1}$.
- FIG. 90. — Coupe transversale du bourgeon caudal au stade C. $G \frac{180}{1}$.
- FIG. 91. — Coupe transversale de la région moyenne d'un embryon au stade C. Cette figure représente la portion médiane de la fig. 69 plus grossie. *l*, lacunes dans l'endoderme primaire. $G \frac{100}{1}$.
- FIG. 92. — Partie médiane de la fig. 76, montrant le cordon axial. Stade D. $G \frac{100}{1}$.
- FIG. 93. — Partie médiane de la fig. 78, montrant la différenciation de la corde dorsale et des lames mésodermiques, aux dépens de l'endoderme primaire. Stade D. $G \frac{100}{1}$.
- FIG. 94. — Portion médiane de la fig. 80, montrant l'extrémité antérieure du cordon axial. $G \frac{100}{1}$.
- FIG. 95. — Coupe transversale du stade F, en arrière des vésicules auditives. $H \frac{100}{1}$.
- FIG. 96. — Coupe transversale du stade F, dans la partie postérieure de l'embryon. $G \frac{100}{1}$.
- FIG. 97. — Coupe transversale du trou vitellin, au stade H. $G \frac{100}{1}$.

FIG. 98. — Coupe de la même région, montrant la fusion des deux bourrelets blastodermiques. $G \frac{100}{1}$.

PLANCHE IV.

FIG. 99. — Coupe transversale du stade G, au niveau des vésicules optiques. $G \frac{100}{1}$.

FIG. 100. — Coupe transversale du stade G, au niveau des vésicules auditives. $G \frac{100}{1}$.

FIG. 101. — Coupe transversale du stade G', en arrière des vésicules auditives. $G \frac{100}{1}$.

FIG. 102. — Coupe transversale du stade F', au niveau de la vésicule de Kupffer. $G \frac{100}{1}$.

FIG. 103. — Coupe transversale du stade H, au niveau du pédoncule des vésicules optiques. $G \frac{100}{1}$.

FIG. 104. — Coupe transversale du stade H, au niveau des vésicules auditives. $G \frac{100}{1}$.

FIG. 105. — Coupe transversale du stade H, en arrière des vésicules auditives. $G \frac{100}{1}$.

FIG. 106. — Coupe transversale du stade H, dans la région moyenne de l'embryon. $G \frac{100}{1}$.

FIG. 107. — Coupe transversale du stade H, au niveau de la vésicule de Kupffer. $G \frac{100}{1}$.

FIG. 108. — Coupe longitudinale de la partie postérieure d'un embryon du stade F. $G \frac{100}{1}$.

FIG. 109. — Coupe longitudinale de la partie postérieure d'un embryon à la fin du stade H, après la fermeture du blastoderme. *bb*, bourrelet blastodermique soudé au bourgeon caudal. $G \frac{100}{1}$.

FIG. 110. — Portion médiane d'une coupe transversale du stade D, dans le milieu de l'embryon, montrant la disposition des cellules dans les différents feuilletts. $G \frac{150}{1}$.

FIG. 111. — Fragments d'une coupe sagittale du stade H, montrant les rapports du pharynx avec la vésicule auditive. $G \frac{100}{1}$.

FIG. 112. — Fragment d'une coupe transversale du stade G, dans la région moyenne de l'embryon montrant la différenciation de la lame mésodermique en protovertèbre et lame latérale. $G \frac{125}{1}$.

FIG. 113. — Coupe transversale dans la région du cerveau moyen, après la fermeture du blastoderme. $G \frac{100}{1}$.

FIG. 114. — Fragment d'une coupe transversale du stade H, au niveau des vésicules auditives, montrant les deux rudiments cardiaques. $G \frac{150}{1}$.

FIG. 115. — Fragment d'une coupe du même stade, montrant la formation d'une fente branchiale. $G \frac{150}{1}$.

FIG. 116. — Cavité du parablaste situé au-dessous de l'embryon et renfermant des globules parablastiques. $G \frac{200}{1}$.

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION.	1
-----------------------	---

PREMIÈRE PARTIE

I. — Constitution de l'œuf non fécondé.	6
II. — Fécondation.	23
III. — Segmentation.	30
IV. — Formation des feuillets blastodermiques.	55
V. — Formes extérieures de l'embryon.	62
VI. — Étude des coupes des différents stades.	71

DEUXIÈME PARTIE

VII. — L'ectoderme et ses dérivés.	91
VIII. — L'entoderme et ses dérivés.	115
IX. — Le mésoderme et ses dérivés.	132
X. — Le parablaste et le sang.	139
XI. — Accroissement de l'embryon.	145
XII. — Considérations générales.	157
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.	172
EXPLICATION DES PLANCHES.	179

FIN DE LA TABLE DES MATIÈRES.

ERRATA

Page	8, ligne 24,	au lieu de :	0,25 μ ,	lisez :	2,5 μ .
»	8, » 25,	»	0,2 μ ,	»	2 μ .
»	8, » 27,	»	0,17 μ ,	»	1,7 μ .
»	21, » 23,	»	Sedwig-Minot,	»	Sedgwick-Minot.
»	50, » 36	»	<i>Carassius auralus</i> ,	»	<i>Carassius auratus</i> .
»	51, » 2	»	<i>Crenilabus</i> ,	»	<i>Crenilabrus</i> .

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

ZOOLOGIE. — Le type Insecte.

BOTANIQUE. — 1^o Développement de l'embryon chez les Gymnospermes.

GÉOLOGIE. — Le terrain cocène. — Caractères de ses principales subdivisions.

Vu et approuvé,

Paris, le 12 novembre 1888.

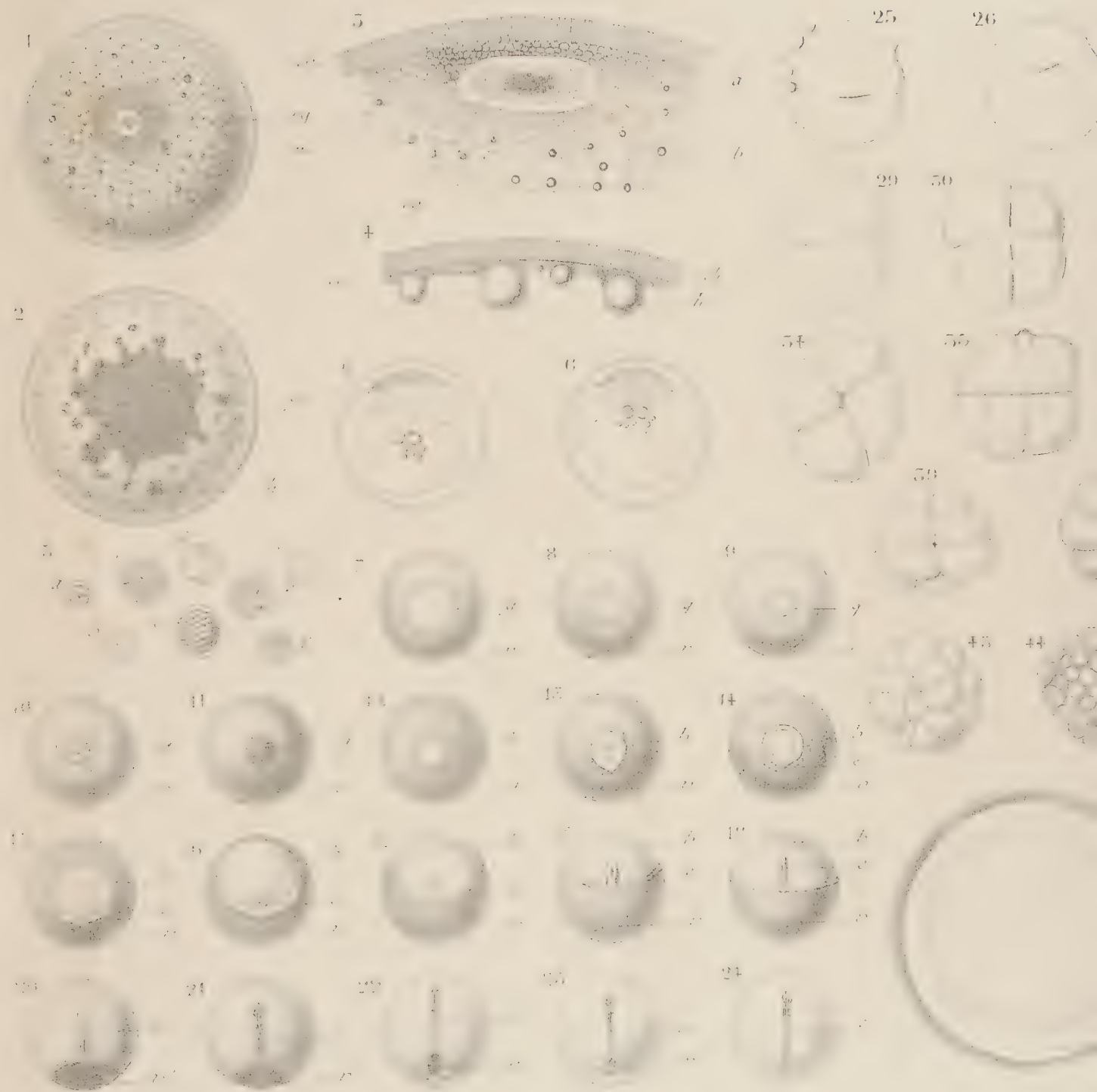
Le Doyen de la Faculté des sciences,
E. HÉBERT.

Vu et permis d'imprimer,

Le Vice-Recteur de l'Académie de Paris.

Le 12 Novembre 1888.

GRÉARD.





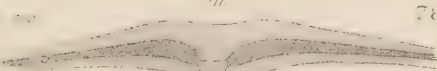
76



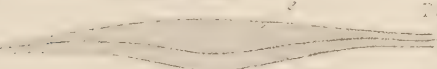
77



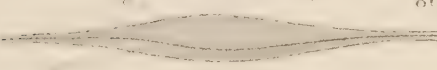
78



79



80



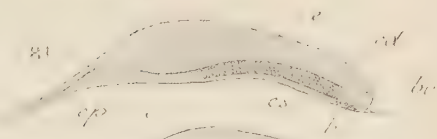
87



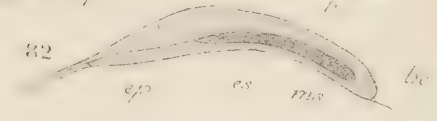
88

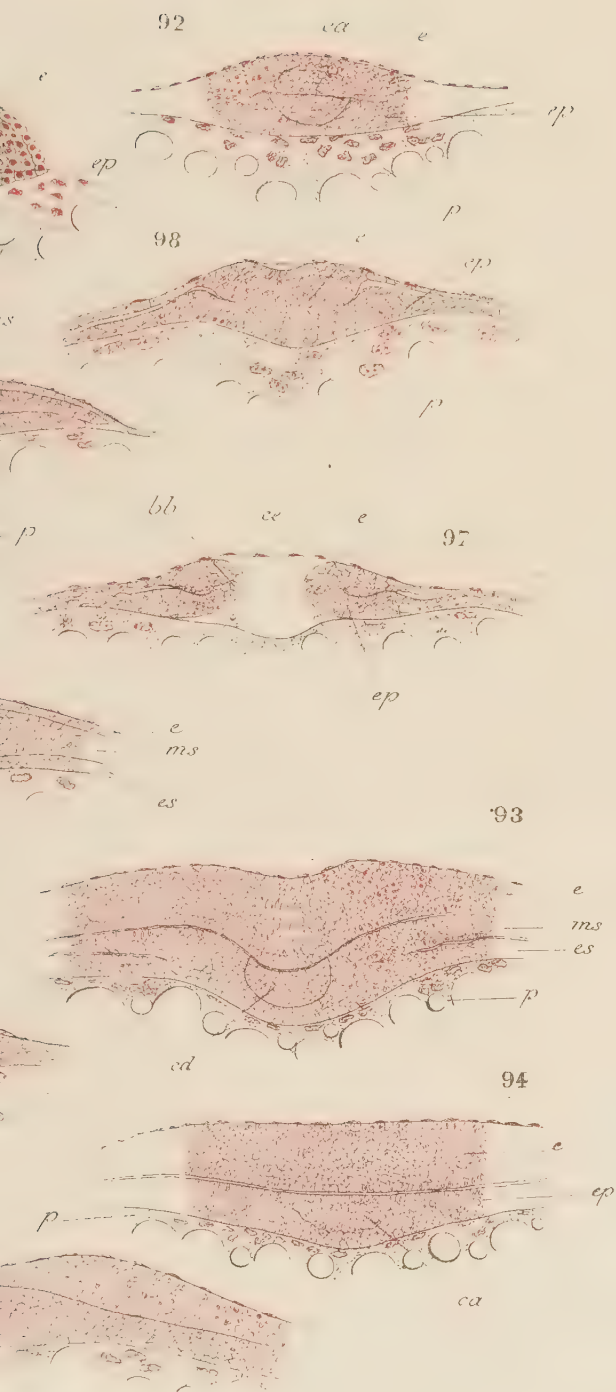


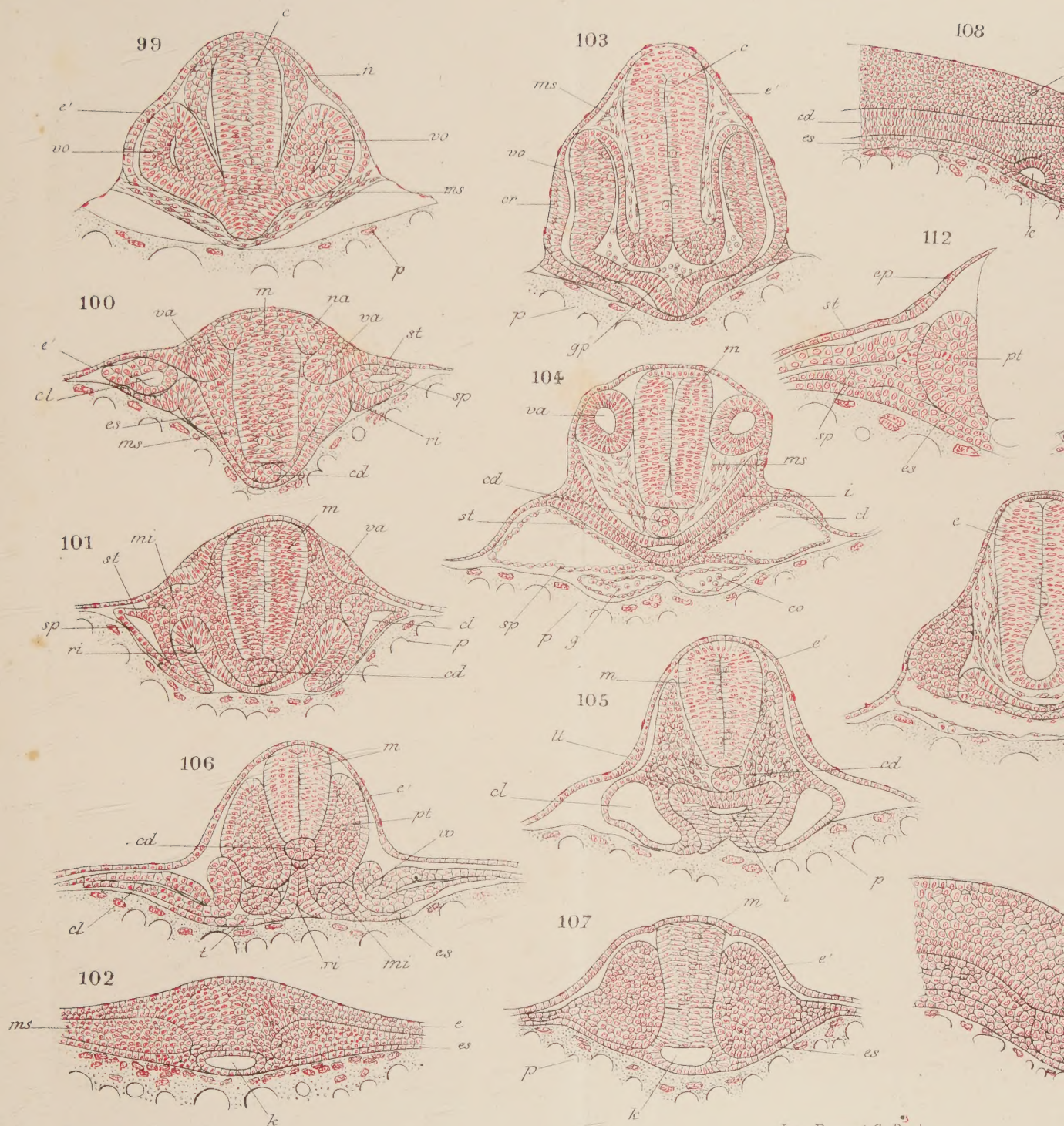
81



82







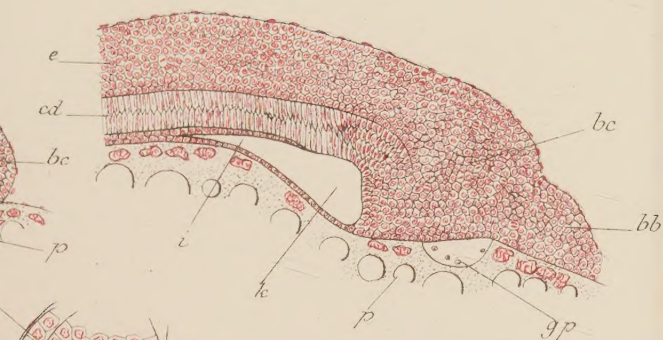
Henneguy ad nat. del.

Imp. Becquet fr. Paris.

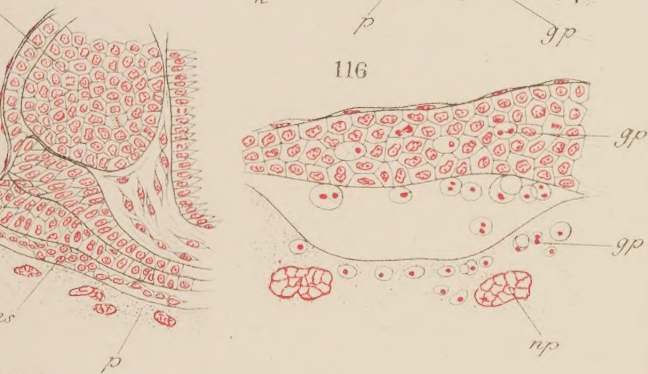
Embryogénie de la Truite.

Félix Alcan, Editeur.

109



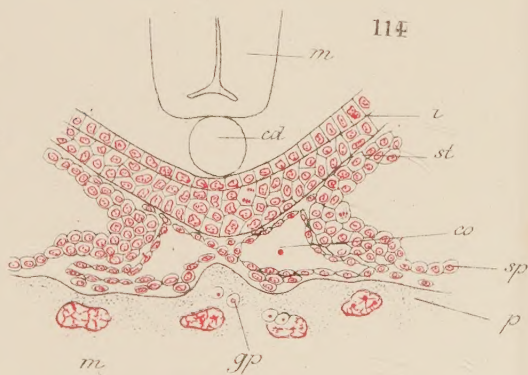
116



113



114



111

